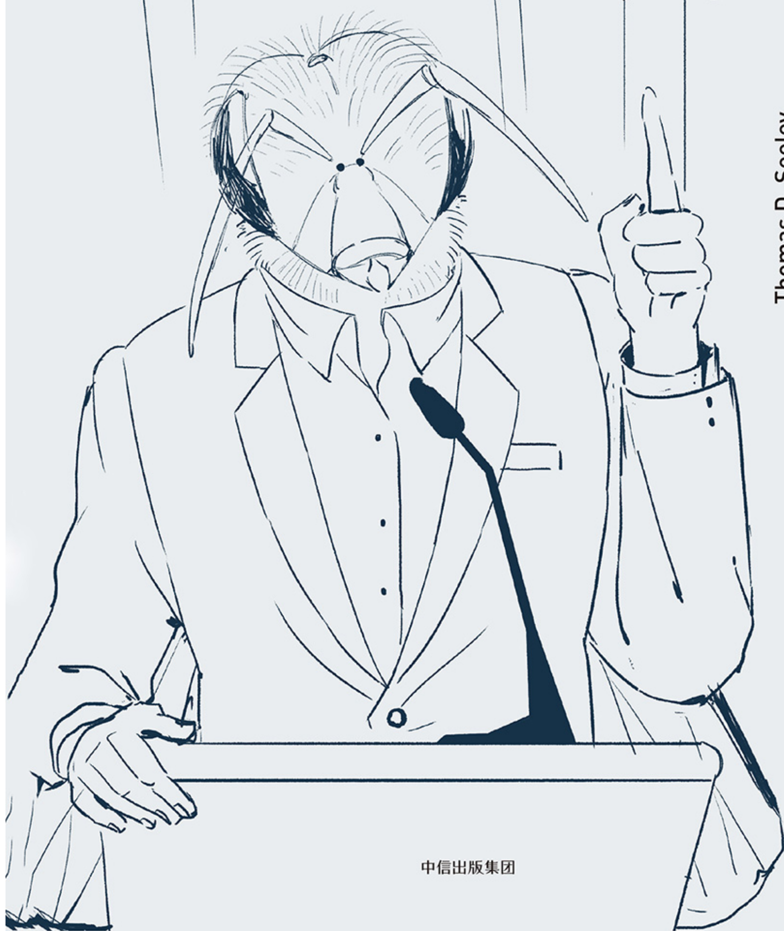
蜜蜂的民主

Honeybee Democracy

Thomas D. Seeley

【美】托马斯·西利——著
刘国伟——译

审/读/本



中信出版集团

版权信息

书名:蜜蜂的民主：群体如何做出决策

作者:[美]托马斯·D.西利

译者:刘国伟

ISBN:9787521703399

中信出版集团制作发行

序言

养蜂人早就注意到，到了暮春或初夏，他们养的蜂群就喜欢结队离巢，这让他们感到惋惜。当这种情况发生时，绝大多数蜂群成员（约1万只工蜂）会和老蜂后一起飞走，去建立一个子群落。其余成员待在家里，推举一个新蜂后，以延续母群落。迁徙的蜜蜂在一个须状树丛的一根树枝上安顿下来，一起悬在那里数小时或数天。在此期间，这些失去家园的昆虫会做出某种真正惊人的事情。它们会进行一场民主讨论，来选择它们的新家。

这本书讲的就是蜜蜂实施这一“民主决策”过程。我们将考察蜂群里最老的几百只蜜蜂怎样作为巢址侦察蜂采取行动，考察它们怎样开始在乡间探查，寻找黑暗的缝隙。我们将看到，这些寻家者怎样评估它们发现的潜在居所，怎样用生动活泼的舞蹈向同伴宣传它们的发现，怎样通过热烈的讨论来选择最佳的巢址，然后怎样发动整个蜂群离开，最终引导宛如云团的蜜蜂飞到它们的新家。通常情况下，它们的新家会被安置在数英里之外的一棵有空洞的树上。

我之所以写这本关于蜜蜂群落的民主的书，有两个动机。其一，我想给生物学家和社会学家呈现一种关于这一主题的研究的清晰概要。这一主题的研究始于德国的马丁·林道尔（Martin Lindauer，1918—2018）的工作，已经进行了60多年。时至今日，关于这一主题的信息依旧分散在数十篇论文之中。这些论文又刊登在众多科学期刊上，使人很难看清各个发现之间的关联。就对社会性动物怎样做团体决定感兴趣的行为生物学家来说，蜜蜂在面对面、寻求共识的集会上进行民主决策的故事肯定具有重要意义。我还希望，事实将证明，对研究决策的神经基础的神经学家来说，我的书也是有意义的。这是因为，在加工信息以做出决定的方式上，蜜蜂群落和灵长类动物的大脑之间存在着有趣的相似性。此外，我希望，在社会学家寻找提高人类团体决策可靠性的方法的过程中，寻找家园的蜜蜂的故事能够对他们有所帮助。在这方面，我们可以从蜜蜂那里吸取的教训是，即使是在由有共同利益、友善的个体构成的群体里，适当的冲突可能在决策过程中成为一种有益的因素。就是说，冲突往往有利于团体进行认真、彻底的讨论，以找到一个棘手问题的最佳解决办法。

我写这本书的第二个动机是和养蜂人、普通读者分享我在调查蜂群的过程中体验到的乐趣。我要感谢这些美丽的小生物，它们让我多次感受到了纯粹的发现之乐。我曾经辛苦数天、数星期而一无所获，甚至感到气馁，是这些不时出现的发现之乐让我坚持了下来。为了让人体验到研究蜜蜂带来

的兴奋和挑战，我将报告众多个人事件、思索以及对从事科学研究的感想。

已故的马丁·林道尔教授曾在20世纪50年代研究寻家蜂，这里描述的工作依靠的就是他奠定的坚实的知识基础。我想把这本书献给马丁·林道尔。他既是我的朋友，也是我的老师。正是在他的先驱性研究的激励下，我才考察了蜜蜂社会的奇境。

托马斯·西利

写于纽约伊萨卡

第一章 导论

去看看蜜蜂，

你们这些诗人：

想想它的做法，

就会变得聪明。

——萧伯纳（George Bernard Shaw），《人与超人》（*Man and Superman*，1903年）

蜜蜂生产蜜和蜂蜡，赐予我们甜和光。人类自古以来就珍视这些小生物，也就不足为奇了。即使在糖果和光已经是普通的东西的今天，我们依旧珍视这些勤劳的昆虫，特别是与商业养蜂人结伴而生的约2000亿只蜜蜂。不仅如此，它们还为人类的利益而执行着一项关键的农业使命，也就是授粉。在北美洲，人们养的蜜蜂是约50种蔬菜和水果的初级传粉者。这些水果和蔬菜加在一起，构成了我们日常饮食最有营养的部分。但是，蜜蜂还给我们提供了另一份大礼。这份大礼滋养我们的大脑，而非肚子，因为在每个拥挤的蜂巢内，都有一个社区样本。社区成员团结协作，成功地完成共同的目标。我们将会看到，在构建顺利运转的群体上，尤其是在构建能够充分利用民主决策能力的群体上，这些六条腿的小生命会带来我们很多启发。

我们的导师仅仅来自一种蜜蜂，也就是意大利蜜蜂。这种蜜蜂堪称地球上最著名的昆虫。它原产于西亚、中东、非洲和欧洲，现在则由于其人类崇拜者做出的传播努力，在全球的温带和热带地区都有分布。它是一种在社会性上具有美感的蜜蜂。我们有幸能够在它们由金色的蜂房构成的巢里目睹这种美。那些六边形的蜂房由极薄的蜂蜡构成，层层排列，非常精致（图1.1）。我们可以更深入地考察它们和谐的社会。在这些社会里，数万只工蜂通过开明的自利，联合起来为群体的共同利益服务。在这本书里，我们将通过考察蜂群在选择其家园时如何达到近乎完美的精确性，于细微处见证蜜蜂的社会之美。

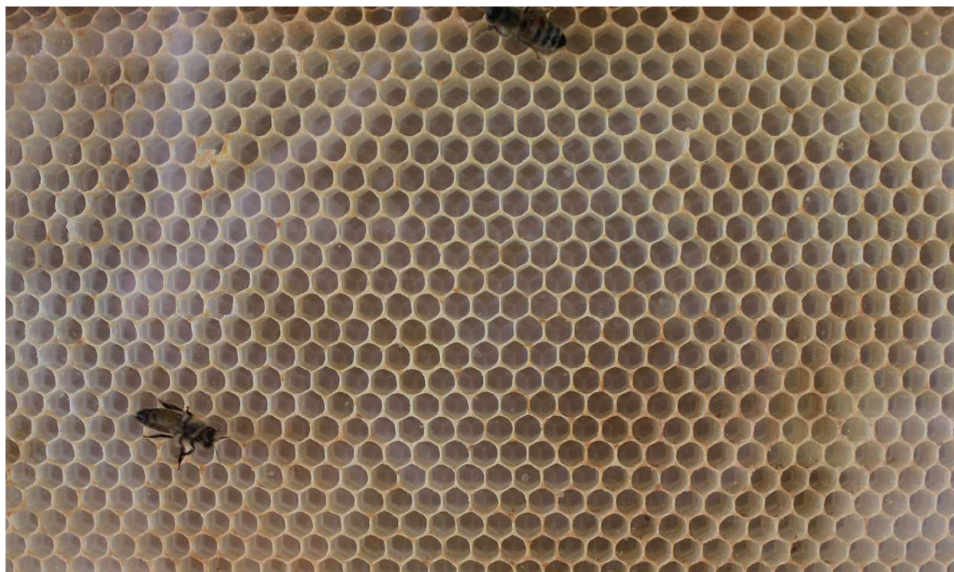


图1.1 由蜂蜡构成的六边形蜂房组成的蜂巢。（Laslovarga摄）

对一个蜜蜂群落来说，选择适宜的居所是生死攸关的大事。如果一个群落选择不当，占据的巢穴小得无法保存群落过冬所需的蜜，或无法使群落免遭寒风和饥饿的掠食者的侵袭，那么蜂群就会灭亡。鉴于选择一个适度宽敞、舒适的居所至关重要，一个群落对居所的选择自然就不能由几只蜜蜂独自执行，而是需要由数百只蜜蜂集体执行。这本书讲的就是这一大型勘察委员会几乎总能做出一个上佳选择的过程。我们将揭示这些找房子的蜜蜂为了找到潜在的巢址怎样搜寻邻近地区，怎样报告它们的发现，怎样就选项进行坦率的讨论，以及怎样最终就群落新巢址达成一致。简言之，我们将考察蜜蜂那巧妙的民主制运作方式。

关于蜜蜂群落的内部运作，存在一种常见的误解，即蜜蜂群落是由仁慈的独裁者蜂后统治的。我必须从一开始就破除这种误解。曾经有人相信，蜜蜂群落的凝聚力源自一位无所不知的蜂后（或蜂王），工蜂按照“她”（或“他”）的吩咐而行。这种见解由来已久，可以追溯至亚里士多德，并且一直持续到了现代。但是，这是错误的。事实是，蜜蜂群落的蜂后处在整个运作的中心，因为蜜蜂群落是个大家庭，由蜂后和它数以千计的子孙构成；蜂后数以千计的殷勤女儿（工蜂）全部努力的最终目标都是促进蜂后的生存和繁殖。虽然如此，蜜蜂群落的蜂后却并非王家决策者，而是王家产卵者。每到夏季，它都会产下1500枚左右的卵，以维持其群落的劳动力需求。然而蜂后对其群落不断变化的劳动力分配方式浑然不知。例如，这里需要更多的蜂房建造者，那里需要较少的花粉觅食者。这需要

工蜂群体不断做自我调整。蜂后已知的唯一治权是压制本群内其他蜂后的成长。它用一种天然分泌物来做到这一点，这种分泌物被称为“蜂后物质”。与其接触的工蜂的触须会粘起这种物质，然后把它散布到蜂巢的各个角落。工蜂以这种方式传话说，蜂后身康体健，不需要培育新蜂后。因此，蜂后不是工蜂的上司。事实上，在蜜蜂群落里，并不存在一个无所不知的中央计划者，来监督成千上万的工蜂。作为替代，蜂巢的工作由工蜂自身集体管理。每只工蜂都是一个警觉的个体，它不但进行勘察，寻找事情来做，还要主动为群落服务。工蜂亲密地生活在一起，共同存在于它们共享的环境网络之中。它们有一整套信号，可以用来互相通知急迫的劳动需求。举个例子，它们用舞蹈来引导觅食者飞向充满甜美花蜜的花朵。就这样，不用监督，工蜂就做到了一种令人羡慕的劳动协调。

集体智慧

就像人体中的众多细胞那样，蜂巢里的众多蜜蜂在没有监督者的情况下一起工作，组成一个功能单位，该单位的能力远超其构成者的能力。这本书重点探讨的就是我所认为的这方面最令人称奇的例子。确切地说，我们将考察蜂群怎样在选择家园的过程中获得一种集体智慧。正如第二章将描述的那样，蜜蜂寻家的过程始于春末夏初，那时它们筑巢的空洞（蜂巢和树洞）里的群落过于拥挤，只好迁走一群。当这种情况发生时，约1/3的工蜂留在家里供养一只新蜂后，从而延续母群落；另外2/3的工蜂（约1万只）和老蜂后一走了之，去创建一个子群落。移居者只飞行大约30米（约100英尺），就会在某处聚成一个胡须状的群体，在那里一起悬挂几个小时或几天（图1.2）。一旦扎好营，这群蜜蜂就会派出几百只寻家者，让它们去勘察周边约70平方千米（约30平方英里）的地区的地形，寻找潜在的安家地址，确定十几个备选项，按照蜜蜂理想家园的多个标准来评估每个选项，“民主”地选择一个中意的地方作为它们的新居所。蜜蜂的集体判断几乎总是青睐那个最能满足它们需求的巢址，而它们的需求是空间大、保护性强。接下来，在完成它们的选择程序后不久，它们就会执行决议，全体起飞，径直飞到它们的新家。它们的新家通常是几英里之外的一个隐藏的树洞。

令人神往的蜜蜂寻家的故事给我们呈现了两个让人好奇的谜团。其一，一群大脑很小的蜜蜂怎样才能在树枝上做出这样一个复杂的决定，并且做出理性选择。我将在第三、四、五、六章里揭示第一个谜团的答案。其二，由1万只蜜蜂组成的旋涡状的整体怎样才能控制自身，在跨区域飞向它们选择的新家的过程中自始至终待在一起，而它们的目的地通常是一棵不起眼的树上的一个小孔，并且这棵树又位于一片树林的一个偏僻角落。我将在第七、八章里揭示第二个谜团的答案。



图1.2 一群蜜蜂，大约有1万只工蜂和1只蜂后。

我们将会看到，一个蜂群里能容纳1.5千克（约3磅）蜜蜂，它们就像一个人脑中的1.5千克神经细胞那样，以某种方式把它们自己组织起来，产生出集体智慧。尽管蜜蜂个体信息有限、智慧有限，但它们作为一个整体却能做出卓越的集体决定。比较蜂群和人脑也许显得有些肤浅，但这里有实

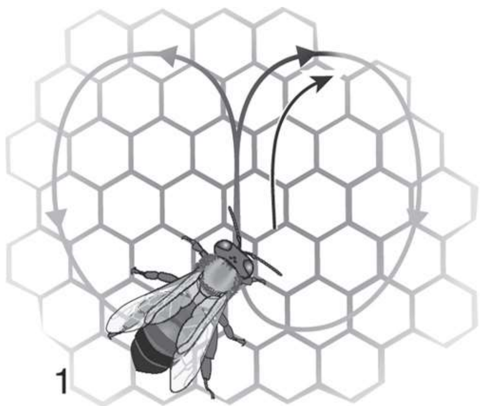
质性的研究成果。在过去20年里，当其他生物社会学家和我分析昆虫社会做决策的行为机制时，神经生物学家一直在研究灵长类动物大脑做决策的神经基础。事实证明，这两个独立的研究线路所呈现的画面有着令人感兴趣的相似性。例如，对猴脑中与眼球运动相关的个体神经细胞活动的研究、对蜂群中和巢址决定相关的个体蜜蜂活动的研究都发现，决策过程本质上是各选项间为获取支持而进行的一种竞争（例如神经细胞放电或蜜蜂飞出去探访），首个超越关键门槛的选项将被最终保留。与此类似的一致性表明，对构建比其最聪明个体成员还要聪明的团体来说，存在着一些普遍的组织原则。我们将在第九、十章里考察这些原则。在第九章里，我们将比较蜂群和灵长类动物大脑的决策机制；在第十章里，我们将回顾从蜜蜂那里获取的经验，以探究如何构建一个群体从而使之发挥一个聪明的决策者的功能。

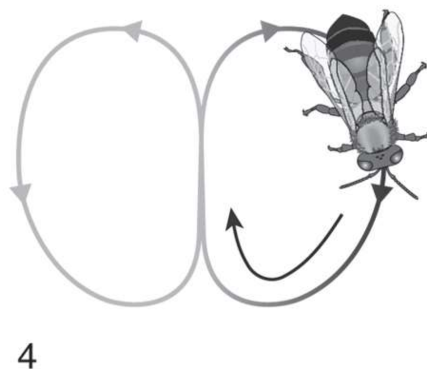
人类的团体决策行为在生活中十分普遍，也非常重要。这些团体决策有小型决策（例如在同学和同事中达成的一致）、中型决策（例如在民主城镇会议中做的决定）和大型决策（例如全国选举或国际协议）。并不令人感到意外的是，千百年来，人类一直在思考完善团体决策的方法。这至少可以追溯至柏拉图的《理想国》（*The Republi*，公元前360年），其实比那还要早得多。然而，就人类如何改善社会选择来说，很多问题依然悬而未决。在第十章中，就人类群体怎样组织自身才能够改善其决策，我将提出一些建议。我把这些建议称作“蜂群刺痛”，因为它们是从蜜蜂那里学来的。美国随笔作家亨利·戴维·梭罗（Henry David Thoreau）表达了对群体智慧的怀疑。他写道：“大众从未达到其最佳成员标准，而是恰恰相反，把它自身降到了最低的水平。”德国哲学家弗里德里希·尼采（Friedrich Nietzsche）对群体智慧的看法甚至更为消极。他写道：“疯狂在个体中是罕见的，但在群体中……它却是规则。”当然，就做出糟糕决定的团体而言，不乏其例，例如股市泡沫，或那种逃离失火建筑的致命行动。但是，做出优秀决定的蜜蜂群落的存在证明，要想赋予一个团体一种高集体智商，办法还是有的。

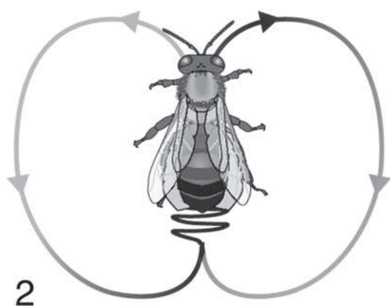
跳舞的蜜蜂

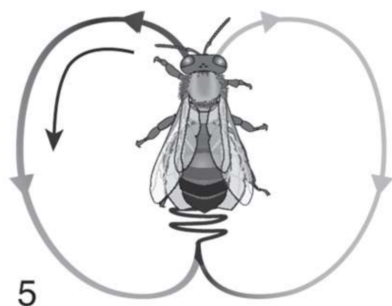
这本书讲述的科学故事始于德国。70多年前的，1944年夏天，慕尼黑大学著名动物学教授卡尔·冯·弗里施（Karl von Frisch）宣布了一个革命性的发现，即工蜂可以通过舞蹈告诉其蜂巢伙伴一个丰富的食物源的方向和距离。这一发现最终让他荣获诺贝尔奖。冯·弗里施差不多30年前就知道，当一只独自行动的蜜蜂发现一处丰富的花蜜源时，它会兴奋地返回蜂巢，表演一段显眼的“摇摆舞”。在做这一抓眼球的行为时，舞者直接飞到一个蜂房垂直的表面，左右摇摆它的身体；接着，停止“摇摆运动”，向左或向右转，做一个半圆的“返回运动”，回到起点；接下来，它会再做一次摇摆运

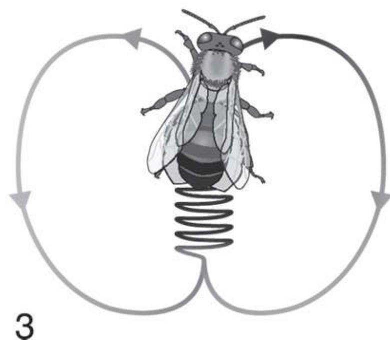
动，跟着再做一次返回运动，以此类推（图1.3）。每个摇摆舞因此都包含一系列舞蹈套路，每个舞蹈套路都包含一个摇摆运动和一个返回运动。冯·弗里施还指出，有时在一只蜜蜂持续跳舞的数秒，甚或数分钟的过程中，蜂巢中待机的其他蜜蜂会跟随舞者一同跳舞。用冯·弗里施自己的话说，跟舞者会“接受舞者的每次调遣，因此舞者在它疯狂的旋转运动中，似乎带着一连串由蜜蜂组成的彗尾”。此外，如果在一个舞者的数个舞蹈套路中，一只蜜蜂自始至终跟着舞者起舞，那么它就会飞出蜂巢，去寻找舞者所宣布的富矿带。然而，在1944年以前，冯·弗里施认为，跟舞者从舞者那里了解到的唯一信息是舞者已经采过的花的香味；跟舞者将其触须伸到舞者附近，嗅闻附着在舞者身体上的花的香味，获悉了情况；在离开蜂巢后，被气味唤醒的蜜蜂只是在不断扩大的范围内寻找，直到它们凭借记忆中的香味找到那些花。1944年，冯·弗里施才发现，跟舞者并不根据蜂巢周围各处匹配的香味寻找花，而只会在舞者已经探索的地点附近寻找，即使舞者探索的是一个遥远的地点，例如一条离蜂巢很远的隐蔽的湖边小径。这几乎令人难以置信，但毫无疑问，从成功找到花朵的蜜蜂舞者那里，跟舞者以某种方式不仅获取了食物源位置的信息，也获取了食物源气味的信息。这种位置信息难道是通过蜜蜂跳舞的方式在蜂巢内被传达的？











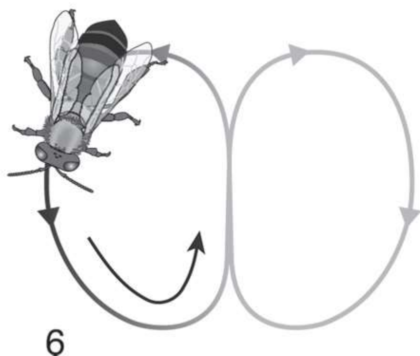


图1.3 工蜂表演摇摆舞的运动模式，表演是在其群落的蜂巢内一个蜂房的垂直表面上进行的。图中蜜蜂在表演两套摇摆舞。

事实证明，答案是具有决定性的“是”。1945年夏天，在第二次世界大战结束后欧洲发生的混乱中，冯·弗里施重新开始研究跳舞的蜜蜂。此时，他比以往更仔细地观察它们的运动，想从蜜蜂那里获得能够帮助自己解决谜团的线索。他发现，当一只蜜蜂在一个黑暗的蜂巢内表演摇摆运动时，它具体而微地重新表演了它最近在蜂巢外乡间灿烂阳光下的飞行，并以这种方式指示它刚到过的丰富食物源的位置（图1.4）。下文将解释它如何对食物源信息进行编码。虽然身处黑暗，但舞者一边摇摆身体，一边鼓动翅膀，发出可以被听见的嗡嗡声，使它的动作变得明显。摇摆运动持续的时间直接和向外飞行的长度成比例。摇摆运动相对于蜂房垂直线的角度，代表着相对于太阳的方位向外飞行的角度。因此，如果一个成功的觅食者一边做摇摆运动，一边直接向上飞，那么它指示的是，“取食场所和太阳在同一个方向”。再比如，如果摇摆的蜜蜂以偏离垂直线40°的角度向右走，那么它表达的信息是，“取食场所在太阳偏右边40°的方向上”，正如图1.4所显示的那样。也许最值得注意的是，那些跟随一个舞者的蜜蜂看过舞者的摇摆运动后，就能够把舞蹈解码，将舞者的飞行指示付诸行动。

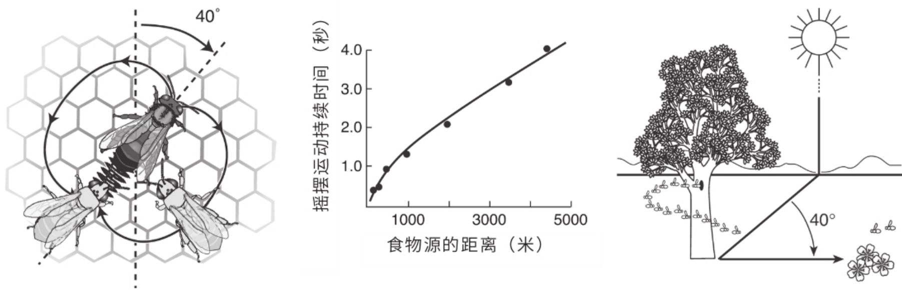


图1.4 跳舞的蜜蜂将一片富含花蜜的花朵的距离和方位信息编码的方式。距离编码：每次摇摆运动持续时间与向外飞行的距离成正比。方向编码：蜜蜂在蜂巢外记录下自己向外飞行时和太阳方位的相对角度，然后在蜂巢内把它的摇摆运动朝向与蜂房垂直线相对的同一角度。两个跟随者正在获取跳舞的蜜蜂传达的信息。

冯·弗里施一边破解摇摆舞的秘密信息，一边指导一位年轻的研究生。这位研究生名叫马丁·林道尔。事实证明，在揭示蜜蜂群落内部运转方式上，他将是冯·弗里施最有天赋的弟子。林道尔在这本书中是一个特别重要的人物，因为他开创出蜜蜂民主的研究。在蜜蜂选择家园的过程中，蜂群践行了这种“民主”。

林道尔出生在巴伐利亚州阿尔卑斯山山麓的一个小村庄。他家里务农，家

境贫寒，有15个兄弟姐妹，他排行第十四。他在亲近自然的环境中长大，其中也包括亲近他父亲养的蜜蜂。但是，他也是个优秀的学生，并因此获得一笔奖学金，上了德国兰茨胡特（Landshut）一所著名的寄宿学校。1939年4月，在他高中毕业8天后，他被征入希特勒的服务工作队，去挖堑壕。6个月后，他被调到陆军，分配到了一支反坦克部队中。1942年7月，在苏德作战前线的激烈战斗中，他被一颗爆炸的手榴弹的碎片击中，身负重伤。结果，这反而救了他——他被撤离前线，但是，他所在的连的其他156人继续在斯大林格勒（今伏尔加格勒）战斗，只有3人活着回来。

在慕尼黑养伤期间，他的医生推荐他去参观慕尼黑大学，听一听著名的卡尔·冯·弗里施教授讲的普通动物学课。林道尔后来回忆说，当他去上课时，他目睹了冯·弗里施谈论细胞分裂，回到“一个人性的新世界”，而这里的人们致力于创造而非毁灭。他决心学习生物。1943年夏天，在作为一名受重伤的士兵被允许退伍后，他在慕尼黑开始了大学学习。最后，在1945年春天，他以蜜蜂为方向开始了他的博士研究，弗里施成为他的导师。

肮脏的舞者

林道尔有一种随时注意周围小问题的思维习惯，如周围发生的一些特别不寻常或出人意料的乖张行为，而他注意到的这些行为终将被证明是十分重要的关键点。林道尔之所以能开展对蜜蜂寻家的研究，要归功于这一特殊的天赋。后来，他把这一研究称作他的科学工作中“最美好的经历”。这一切始于1949年春天的一个下午。当林道尔经过动物学研究所外的蜂巢时，发现一群金色的蜜蜂悬在一个灌木丛上。他停下脚步观察，注意到几只蜜蜂在蜂群前像往常一样精力十足地表演摇摆舞。但奇怪的是蜜蜂没有在糊着蜂蜡的蜂房上跳舞（此乃蜜蜂平时的舞池），而是踩在别的蜜蜂背上跳舞。他最初认为，这些蜂群舞者只是一些觅食者，它们把食物带回了蜂群。之所以这么认为是因为，在过去数年里，林道尔和冯·弗里施研究过的跳舞蜜蜂都是把食物带回蜂巢的掠食者。但是，带着他在观察蜜蜂时的一贯耐心，林道尔在蜂群旁继续逗留，一直在观察那些舞者。他逐渐意识到，它们看上去不像觅食者，因为它们根本没有携带花粉；它们也没有回吐花蜜给附近的蜜蜂。他还注意到，很多舞者返回蜂群时看起来肮脏、多尘，这同样让人觉得奇怪。他用镊子从蜂群上取下了几只非常脏的蜜蜂，用一把小漆刷拂去它们身上的尘土，在一台显微镜下检查那些尘粒。在尘粒中没有花粉粒，只发现一些形状各异的尘粒。他在报告中写道：“被烟灰染黑，被砖灰染红，被面粉染白，或者灰白、多尘，好像它们曾一直在地面上挖洞。”林道尔嗅闻被烟灰染黑的蜜蜂，想起了扫烟囱的气味。

林道尔认定，这些多尘、肮脏的蜜蜂肯定不是觅食者。他怀疑它们可能是巢址侦察员。这些侦察员在被轰炸严重损坏的慕尼黑的瓦砾中发现了潜在

的筑巢空洞，或许是个废弃的烟囱，一堵倒塌的砖墙里的一个空洞，甚或是废弃的阁楼里的一个被遗忘的面粉箱。蜜蜂通过表演摇摆舞，在指示它们的发现的位置。林道尔急于检验这一推断，就对蜂群里的蜜蜂进行了更深入的观察。但是，在1949年，由于德国经济仍在蹒跚而行，冯·弗里施的实验室蜜蜂不多，于是冯·弗里施指示研究所的养蜂人尽快把所有蜂群弄进蜂箱，以免继续损失蜜蜂。这意味着蜜蜂寻家的过程将被打断。随着规定时间的到来，林道尔对蜜蜂寻家过程的研究也因此被打断。但是，他坚持寻求批准，要把一些蜂群单独留下来，以便继续研究跳舞的蜜蜂。两年后，在1951年，冯·弗里施允许林道尔继续如他所愿地研究被保留在慕尼黑动物学研究所花园里的蜂箱中的蜂群。

林道尔在1951年开始拼凑那一令人神往的蜜蜂民主决策的故事，我们将在第三章和第六章里详尽地进行回顾。而现在我们将只考虑他怎样验证他的假说，即证明在蜂群上跳舞的蜜蜂是巢址侦察员，它们在通告潜在的家园的方位。1951年夏天，林道尔考察了9次蜂群上的舞蹈。他耐心地、一连数小时或数天地坐在每个蜂群旁，给每只跳舞的蜜蜂都点上漆点做标记。他注意到，蜜蜂舞蹈中跳的第一曲舞指示了巢址的方向和距离。（林道尔合理地假定，他研究的聚集成群的蜜蜂在用舞蹈把距离和方向信息编码，方式和冯·弗里施发现的觅食蜂的方式完全一样。）这些在蜂群旁的观察让林道尔有了一个令人吃惊的发现：当舞者开始出现在一个蜂群上时，它们公布出十多个非常分散的位置，但数小时或数天后，它们开始从不断递增的位置中公布一个位置。最后，在蜂群飞起来并飞往它的新家之前的约一个小时里，在蜂群上跳舞的蜜蜂全都只指示一种距离和方向。林道尔推断，如果在蜂群上跳舞的蜜蜂一直在寻找新巢址，并且它们在通过跳舞公布它们的发现，那么它们最后一致指示的位置就是蜂群的新居所的位置。为检验这一预言，他尝试在每个蜂群飞往它的新家时进行跟踪，跟着飞行的蜂群全速跑过慕尼黑的大街小巷（图1.5）。经过不懈努力他终于成功了三次！在每个案例中，蜜蜂的终场舞所指示的地点都与它们新居所的位置相吻合。因此，毫无疑问，林道尔的肮脏舞者果真就是寻家者。

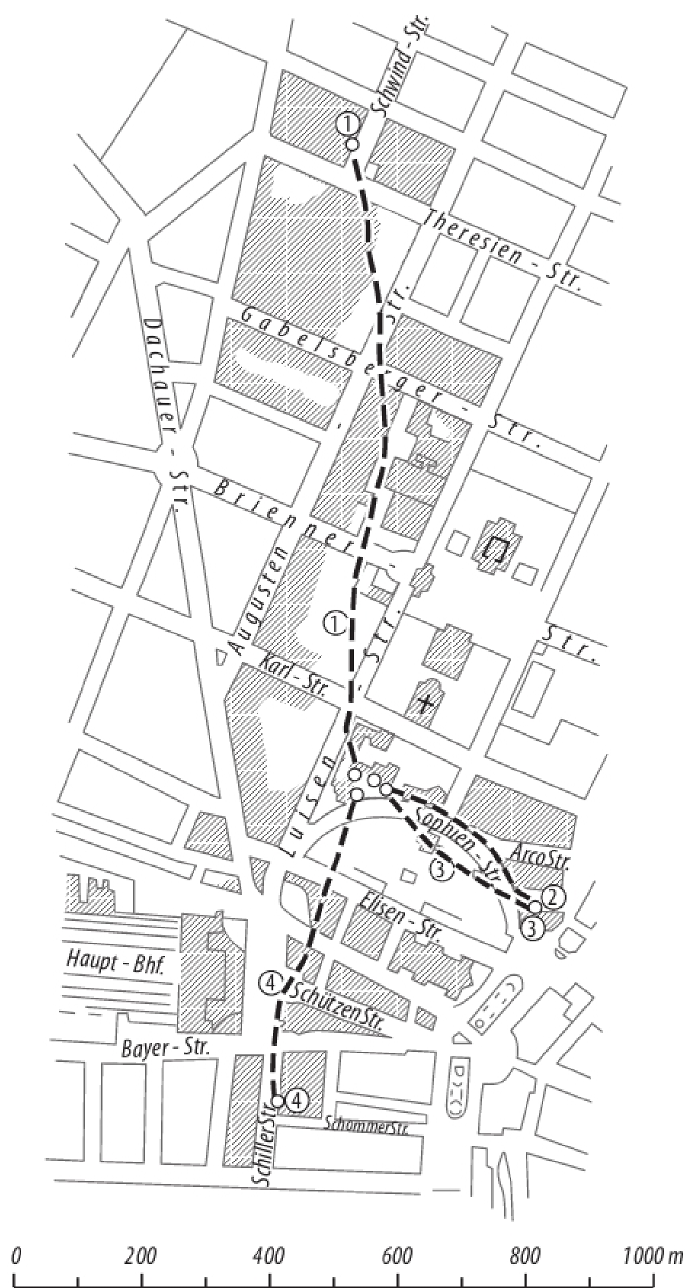


图1.5 动物学研究所周边的慕尼黑地图，显示出林道尔能够跟踪的4个蜂群

的飞行路径。它们从位于研究所花园的野营地飞到新的居所（蜂群1-3），或飞到了一个中间的休息地（蜂群4）。

捕捉蜜蜂

1952年6月，当林道尔在慕尼黑忙于他第二个夏季蜂群观察时，我出生在约6500千米（约4000英里）之外的美国宾夕法尼亚州的一个小镇上。几年后，我们一家搬到了纽约州的伊萨卡。从那时起，那里就成了我的家乡。我在伊萨卡以东的一个乡村社区埃利斯山谷（Ellis Hollow）长大，花了很多时间在独自勘察我家周围的野地上，那里有长在陡峭山坡上的阔叶林，有阳光照耀的平缓斜坡上被弃耕的田地，有与谷底的宽阔沼泽相连的卡斯卡迪拉溪（Cascadilla Creek）。我最喜爱的发现是距离伊萨卡约1.6千米的一段土路，它通向一座旧农舍。在那里，在一片一枝黄花旁的一个阳光明媚的地方，我发现了养蜂人的两个木蜂箱。我总是喜欢查看这两个蜂箱。当我坐在一个蜂箱旁边时，可以看到蜜蜂带着鲜艳的花粉密密麻麻地落在入口，听到蜜蜂鼓起双翼为它们的巢通风发出的嗡嗡声，嗅到成熟的蜜的香气。那数千只昆虫如此密集又如此和谐地生活在一起，建造里面装满甜美之蜜的精致蜡蜂窝，这简直是一种奇迹，令人印象深刻。当我躺在这两个蜂箱旁的茂密草丛里时，我看到数千只嗡嗡的蜜蜂在湛蓝的夏日天空中交叉往来，宛如流星。这留给我非常深刻的印象。

等到高中，我完全被蜜蜂迷住了，而我的同学好像对运动、摩托车和女孩儿更感兴趣。记得小学三年级的时候，一位养蜂人来到我们班上，为我们做了一次蜜蜂科普主题讲解。从那时起，我就对蜜蜂深感好奇。在初中时，作为童子军的一员，我获得过一枚昆虫研究奖章，并为此感到十分自豪。甚至我还时而幻想从西尔斯(注)目录上订购一个蜂箱和几只蜜蜂，当起养蜂人。但是，直到1969年夏天，我才真的开始捕捉蜜蜂。当时我发现一个蜂群悬在一根树枝上，就迅速把几块板钉在一起，做了个简陋的蜂箱，把蜜蜂摇晃进去，将它们带回家。后来，我让这些令人称奇的小火花生活在一个盒子里，轻轻打开盒子，我就可以细心地观察它们。每天工作后我都会这么做，一看就是几个小时。我被蜜蜂个体的复杂行为和它们大社区的和睦迷住了。

1970年秋天，当我开始在达特茅斯学院上大一时，仍未意识到研究蜜蜂有可能成为一件严肃的事情；我的目标是成为一名医生，业余时间养养蜜蜂。但是，蜜蜂的诱惑力越来越强。我把蜜蜂和养蜂当成了几乎每次大学写作作业的主题。我选择化学作为我的主要研究领域，以便能够成为蜜蜂的化学（信息素）语言的解码员，当时那种语言刚刚开始被破译。每个夏天我都会回到伊萨卡，以便能够在康奈尔大学的戴斯蜜蜂研究实验室（Dyce Laboratory for Honey Bee Studies）工作。实验室主任罗杰·A.莫

尔斯[Roger A. Morse绰号“大夫”（Doc）]理解我对蜜蜂的痴迷，建议我考虑一下读研究生。在达特茅斯的最后两年里，我逐渐意识到自己对昆虫学的兴趣已经超过了对医学的兴趣。于是，尽管我提出的申请已经被三所医学院接受，但当我被哈佛录取时，我还是感到非常激动。我将师从著名昆虫社会学家爱德华·O.威尔逊（Edward O. Wilson），从事研究生研究。威尔逊于1971年出版的著作《昆虫社会》（*The Insect Societie*）给我留下过深刻印象。

1974年秋天我终于抵达哈佛。运气还算不错，伯特·霍尔多布勒（Bert Hölldobler）被指派为我的临时论文导师。他是一位优秀的蚂蚁行为研究者，也是一个风度翩翩的年轻人。伯特当时刚从德国法兰克福大学搬来不久。他被哈佛聘为正教授，以便传授卡尔·冯·弗里施的动物行为研究方法，即密切观察生活在自然界中的动物的行为，同时对支撑其行为的机制进行精准的实验调查。伯特在德国时曾在马丁·林道尔的手下工作，因此他既了解他的最爱蚂蚁，也了解蜜蜂。他认同我的蜜蜂崇拜，我们很快就成了朋友。

伯特·霍尔多布勒和马丁·林道尔的关系对我很重要，因为我希望自己的博士论文研究能够深化林道尔对蜂群作为一种超个体的运作方式的研究。我尤其热衷于更加详细地分析蜂群的决策过程。在达特茅斯时，我已经读过林道尔的小书《社会性蜜蜂之间的交流》（*Communication among Social Bees*）。我尤其对书中的第二章感兴趣，它的标题是“蜂群蜜蜂中借助跳舞进行的交流”。在这一章中，林道尔总结了他对蜂群择家方式的研究。说真的，我太感兴趣了，于是查阅了林道尔就这一工作做的完整报告。那是一篇长达62页的论文，全文用德语写就，题目是“外出寻家的蜂群蜜蜂”（Schwarmbienen auf Wohnungssuche）。可问题是，我不懂德语。为解决这个问题，我在达特茅斯报了一门德语入门课程，并买下一本德英词典，影印了一份林道尔论文，开始耐心地解读林道尔的大作。（我用铅笔在纸张边缘写下了每个新德语单词的意思。这个注解密密麻麻的副本现在已经有38个年头了，是我的复印资料收藏中的珍品。）在研读这篇论文的过程中，我开始意识到林道尔对蜂群蜜蜂集体决策过程所做的先驱性研究仅仅是对这一课题的初步探究，并且就像所有优秀的科学研究那样，提出的问题远远多于它回答的问题。我也感到（我承认我感到高兴）惊奇，在林道尔于1955年出版他的著作以来的近20年里，居然没有人进行过更深入的研究。我决心这么做，从我的博士论文研究开始（图1.6）。

就蜜蜂群落里的工蜂如何采取一种民主决策过程，以做出事关生死的在哪里建造新家的抉择，《蜜蜂的民主》旨在向生物学家和普通读者呈现林道尔在20世纪50年代、我自己和其他人自20世纪70年代以来了解到的东西。这一工作解释了运作数百万年之久的自然选择造成的进化过程如何塑

造了蜜蜂的行为，从而使它们融入了一个单一的集体智慧。这个故事也为那些其成员拥有共同利益并且想做出优秀的团体决定的人类群体提供了有益的指导。然而，这本书主要想成为一扇打开蜜蜂群落隐秘世界的窗户。如果它能够以某种方式吸引人们去欣赏这些小生物的社会行为之美，欣赏它们为保持这个世界开花、结果所做的工作，那么这本书就算是达到了目的。



图1.6 1974年的作者，当时他正在对一个选择家园的蜂群做初步研究。

---

1. 西尔斯（Sears）是一家美国著名的连锁百货公司，起初只是一家目录邮购公司。——编者注

第二章 蜜蜂群落中的生活

……这是一支亚马孙族

或女性王国。

——查尔斯·巴特勒（Charles Butler），《女性君主国》（*The Feminine Monarchie*，1609年）

世界现存近两万种蜂，意大利蜜蜂是其中之一。它们的种类多得惊人，有些蜂的体形比米粒还要小，有些一只就可以填满半个茶杯。但是，这些蜜蜂都同出一门，素食黄蜂是它们的共同祖先。素食黄蜂生活在距今约1亿年的白垩纪早期，当时巨大的恐龙仍在游荡，开花植物刚刚开始出现。即使到了今天，很多种类的蜜蜂在外观上依然非常像黄蜂。但是，在行为上，蜜蜂和黄蜂是有区别的。几乎所有黄蜂，其中包括大家熟悉的纸巢蜂和黄衣小胡蜂，都是食肉者。它们杀死其他甲虫或蜘蛛（通常是通过螫），为产卵的雌蜂和正在发育的幼蜂提供富含蛋白质的食物。然而，蜜蜂已经放弃了它们的祖先的食肉行为，转而从花朵上采集富含蛋白质的花粉。这种采集花粉的习惯可以解释为何很多蜜蜂毛茸茸的，就像泰迪熊那样。它们身上覆盖着厚厚的羽状毛，在花朵中扒寻时可以有效地采集到花粉粒。

蜜蜂和黄蜂都会定期去花丛中觅食，因为这两类昆虫都依靠吃含糖的花蜜来补充能量。数百万年来，在喜爱花粉的蜜蜂和开花植物之间，一种牢固的相互依赖关系得以进化。如今，它们是共生关系。蜜蜂依赖花朵来获取充足的营养，很多开花植物则依赖蜜蜂进行繁殖。以其毛茸茸的身体，以及固定地把花朵当成获取蛋白质的来源，蜜蜂对植物起到了飞行阴茎的作用。它们从花朵的花粉囊采集花粉粒，然后将花粉粒附着在其他花朵黏黏的柱头上。如果把一群蜜蜂引入任何开花的区域，例如花园、果园、鲜花盛开的路边，那么实际上就等于为周边地区带去了由花朵的小朋友们提供的一种大型的、从黎明到黄昏的“护卫”服务。

蜜蜂是不寻常的蜂，它们生活在群集的社会中。它们紧凑的蜂巢被安置在养蜂人的蜂箱里，或正如我们将看到的那样，安置在空心树干中宽窄适度的洞里。相比较而言，绝大多数种类的蜂都是个体独居的，并且把它们小小的巢建在从植物茎里面挖出的狭窄隧道里，或建在沙质土壤里。这些独居蜂的典型的生活周期始于春末或夏初，那时前一年交配过的雌蜂会从越冬的洞穴中出来（雄峰在上个秋天已相继死亡）。在接下来的几个星期里，这些母蜂会挖一个多室的巢，给每个室提供一个用花蜜打湿的、黏黏

的花粉球，在每个花粉球上面产一个白色的卵，然后把每个室都封住，让它的后代自己吸收营养，在夏天晚些时候长大。当它的后代步入成年、和其他蜂交配并为即将到来的冬天准备之前很久，它的生命就已经终结。很显然，绝大多数蜂是独居者。

一种复合的存在

当我们透过玻璃墙看一个蜜蜂观察蜂箱时，或当我们轻轻拿起一个传统蜂箱的盖子往里面窥探时，会看到与独居蜂正相反的景象，成千上万的蜜蜂生活在一起。它们基本上都是雌性工蜂，并且都是生活在它们中间的同一只蜂后的女儿。尽管这些工蜂都是雌性的，并且都受过照料后代的训练，但它们的卵巢并未发育，几乎不会产卵。如果继续仔细探索蜂巢的蜂房，我们终将找出蜂后。蜂后和工蜂相像，但个头略大，腹部和腿较长（图2.1）。它较大的个头令人印象深刻，但它最为显著的特征是缓慢且庄严地跨过蜂房，身边挤满伺候它的工蜂。当蜂后前进时，工蜂纷纷退避，为它扫清道路。当蜂后停下来时，它身旁的十多只工蜂小心翼翼地走上前，喂它并清洁它的身体，就像一群摩肩接踵的侍从，围绕在它的周围。与工蜂形成鲜明对比的是，蜂后是令人称奇的产卵者。在春末夏初，蜂群抚育幼虫进入高峰期（图2.2），蜂后以平均一分钟或一分多钟的速度在蜂房里产卵，一天能产1500多枚（总重量几乎等于它的体重）。在整整一个夏天里，一个蜂群的蜂后会产卵约15万枚。因此，在它两到三年的预期寿命中，它会产卵约50万枚。

卵是白色的，宛如珍珠。绝大多数卵会受精，但有一些卵不会。在蜂后生命的第一个星期里，它从它的群落的蜂巢里飞出来，和来自同一地区其他蜂巢的10～20个雄蜂交配，从而获得大约500万个精子，足够其一生之用。蜂后使所有这些精子暂停生机，并把它们储存在一个名为受精囊的球形器官里。受精囊位于它的腹部的后半部，在它众多的卵巢后面。对它产的每一枚卵，蜂后决定要么给它分配一些精子，要么保持原状。以这种方式，它决定了自己后代的性别，受精的是雌性，没受精的是雄性。受精卵是发育成不生育的工蜂，还是发育成产卵的蜂后，取决于它受到什么样的待遇。如果它被下到了蜂巢的标准蜂房里，并且在孵化成幼虫之后，被工蜂喂以标准量的幼虫食物，那么它就会发育成一只工蜂。但是，如果受精卵产在一个从蜂巢的底部悬下来的、专门建造的大型蜂房里，那么孵化出的幼虫就会被喂以丰盛的、营养丰富的分泌液（所谓的蜂王浆），那么它就有可能发育成一只蜂后。对蜜蜂的受精卵来说，食物决定命运。

图2.1 蜂后的个头比周围喂养、清洁它的工蜂的个头大。（Levi Asay 摄）

图2.2 当蜂后发现一个干净的空蜂房时，会把它的长腹部插进去，在蜂房

的底部产一枚卵。（Wangsberg 摄）

对于不到5%的卵来说，蜂后不让其受精，但这些未受精卵非常重要，因为它们将孵化出蜂后的儿子，即蜂群的雄蜂（图2.3）。雄蜂是蜂群里肌肉最发达的蜂，被赋予了大大的眼睛，用来察知进行婚飞的年轻蜂后；它们还被赋予了结实的飞行肌肉，可以让其以高达每小时35千米（约每小时22英里）的速度追逐蜂后。雄蜂也是蜂群里最懒惰的蜂。工蜂做蜂巢里的全部家务，例如清洁蜂房，喂养幼虫，建造蜂房，催熟蜜，给蜂巢通风，把守入口，等等。雄蜂则不同，它们在家里混日子，时不时自己吃一些蜂群储藏的蜜，或者从它们的工蜂姐妹那里乞食。然而，它们对它们的群落的成功做出了非常重要的贡献，因为在与邻近群落的年轻蜂后交配的过程中，它们帮助它们的群落在无休无止的进化竞争中获胜，把基因传给了未来的世代。此外，当雄蜂开始寻求交配时，它们就不再是懒虫了。一旦一只雄蜂大约在生命的第十二天达到性成熟，那么在每个阳光灿烂的下午，它都会飞出它的蜂巢，寻机行动。它以目前依然难解的方式，找到通往数英里之外的一个传统的蜜蜂交配区域（“雄蜂集合区”）的路，在这个空中艳遇点飞来飞去，等着年轻蜂后的出现。如果年轻的蜂后出现了，它就猛地追上去。如果它成功地战胜情敌，成功与蜂后开始交配，它就会在10～20米（30～60英尺）的空中为飞行中的蜂后授精。如果没能与蜂后成功交配，那么它就会飞回家，休息并恢复体力，然后再次飞出去碰运气。

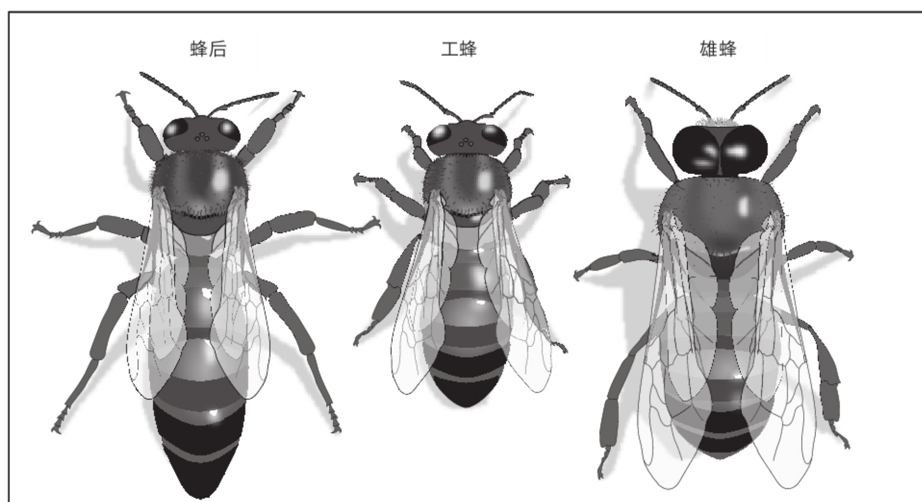


图2.3 三种类型的成年蜜蜂。

因此，思考蜜蜂群落的方式之一，应把它看成一个由成千上万个体构成的

社会，其中包括蜂后、工蜂和刚刚提到过的雄蜂。但是，要理解这一蜂种的独特生物学，那么以一种稍微不同的方式，把一个群落不仅仅看作成千上万只单独的蜜蜂，而是还把它看成作为一个统一整体发挥作用的单一生存实体，则往往不无帮助（图2.4）。换句话说，它有助于把一个蜜蜂群落看成一个超个体。正如尽管人体由众多的细胞构成，但它作为一个单一的综合单位发挥作用；虽然一个蜜蜂群落的超有机体由众多的蜜蜂构成，但它作为一个单一的、有凝聚力的整体运作。尽管作为超个体的群落和作为社会的群落是两种不同的视角，但它们都正确地反映了进化一再创造更高水平的生物组织单位的方式，即聚合由较低水平的单位构成的统一社会。举个例子，在多细胞生物起源的过程中，自然选择青睐那些成员合作而非竞争的细胞综合体。一点一点地，这种对密切合作的选择产生了我们今天知道的彻底整合的细胞综合体，例如蜂鸟和人类。在一些动物社会里，同一类型的对极限合作的选择也产生了作用，产生出十分和谐、运转顺畅的昆虫社会。我们可以把这样的社会称作超个体。这里面不仅包括蜜蜂群落，还包括切叶蚁、牧蚁、育菌白蚁等庞大群落。



图2.4 蜜蜂群落，既是一个社会，也是一个超个体。（Waugsberg 摄）

因此，蜜蜂群落远非个体蜜蜂的集合，而是一种作为一个整合的整体运行的综合存在。事实上，你完全可以准确地把一个蜜蜂群落看成一个单一的生存实体，它重达5千克（约10磅），执行一切支撑生命的基本生理过

程，其中包括摄取和消化食物、保持营养平衡、传播资源、交换呼吸气体、调节水分、控制体温、检测环境、决定行为方式、完成运动。举个例子，不妨思考一下体温（群落温度）的控制（图2.5）。从冬末到初秋，工蜂在养育幼虫时，群落的内部温度保持在34℃和36℃（93℉和96℉），略低于人类的核心体温，即使周围的气温在-30℃～50℃（-20℉～120℉）之间变化。群落之所以能做到这一点，是通过调整散发它休眠的新陈代谢产生的热量的速度，而在极端寒冷的时候，则通过加速新陈代谢，加强热量生产。蜜蜂群落的新陈代谢是由储存在它的蜂巢里的蜜推动的。蜜蜂群落高度的功能整合也体现在其他指标上，例如：群落呼吸，也就是当蜂巢内部的二氧化碳的浓度达到1%～2%时，它就会加强通风，限制呼吸气体二氧化碳的聚集；群落循环，也就是让产生热量的蜜蜂处于蜂巢中间的幼蜂蜂房区域，从周围储藏蜜的蜂房带进来的蜜是燃料；群落发热反应，也就是当一个群落的幼蜂遭受危险的真菌感染时，增加蜂房的温度，使其达到抗疾病的程度。虽然如此，我还是认为，蜜蜂群落的超有机体性质的最佳证明是当蜂群选择新家时，它作为一个智慧决策单位运行的能力。

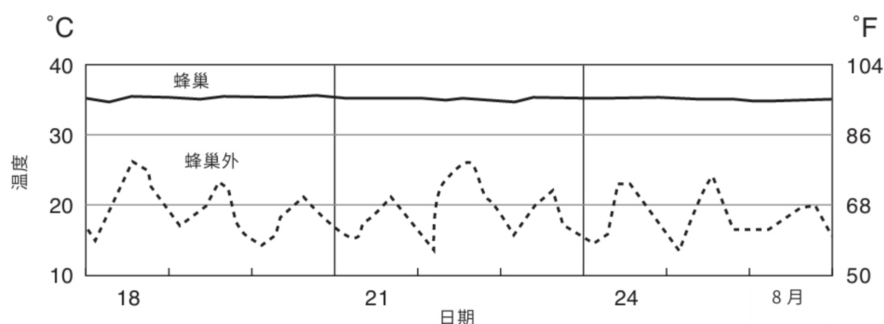


图2.5 与巢外的气温相比，蜂巢里的温度高且稳定。

独特的年度的循环

要理解蜂群在选择它们的居所上一丝不苟的原因，关键在于蜜蜂的年度周期，而这极为依赖蜂群占据既舒适又宽敞的筑巢空洞。与其他所有生活在寒冷气候中的昆虫不同，蜜蜂不靠冬眠挺过冬天，而是在自我供暖的蜂巢里挺过冬天。为了实现这种冬季生存方式，每个群落的蜜蜂都在冬天挤成隔热的一团，其大小相当于一个篮球。蜂簇的表面温度被维持在10℃（50℉）以上，比工蜂被冻僵的极限高几度，因此足以让最外层的蜜蜂在冬季存活（图2.6）。热量是在蜂簇的内部产生的，蜜蜂不停地收缩它们那两组飞行肌肉（一组抬起翅膀，一组降低翅膀），从而产生了热

量，但翅膀很少或完全不振动。这些飞行肌肉赋予蜜蜂效力惊人的热量生产方式。蜜蜂通过鼓动双翼飞行，而这是最需要能量的动物移动方式。不仅如此，昆虫的飞行肌肉还是新陈代谢最为活跃的肌肉组织之一。事实上，一只蜜蜂消耗能量的比率达每千克500瓦（每磅约250瓦），而奥林匹克划艇选手的最大输出功率为每千克20瓦（每磅约10瓦）。然而，无论在什么时候，只有一小部分聚集成团的蜜蜂会以最大的强度颤动，因此在冬天挤成一团的两千克重（约4磅）的蜜蜂的热输出总量并非1000瓦，而只有约40瓦，热生产率相当于一个小白炽灯泡。在一个舒适的空洞里，避开夺走热量的风，一个有如此水平的热输出的群落可以十分惬意地挺过冬天。居住在一个遮风避寒的空洞究竟有多么重要，只要看看那些未能发现庇护所、露天筑巢的临时群落的可悲命运就可以想象（图2.7）。几乎可以肯定，当冬天的寒冷降临时，这样的群落必会灭亡。

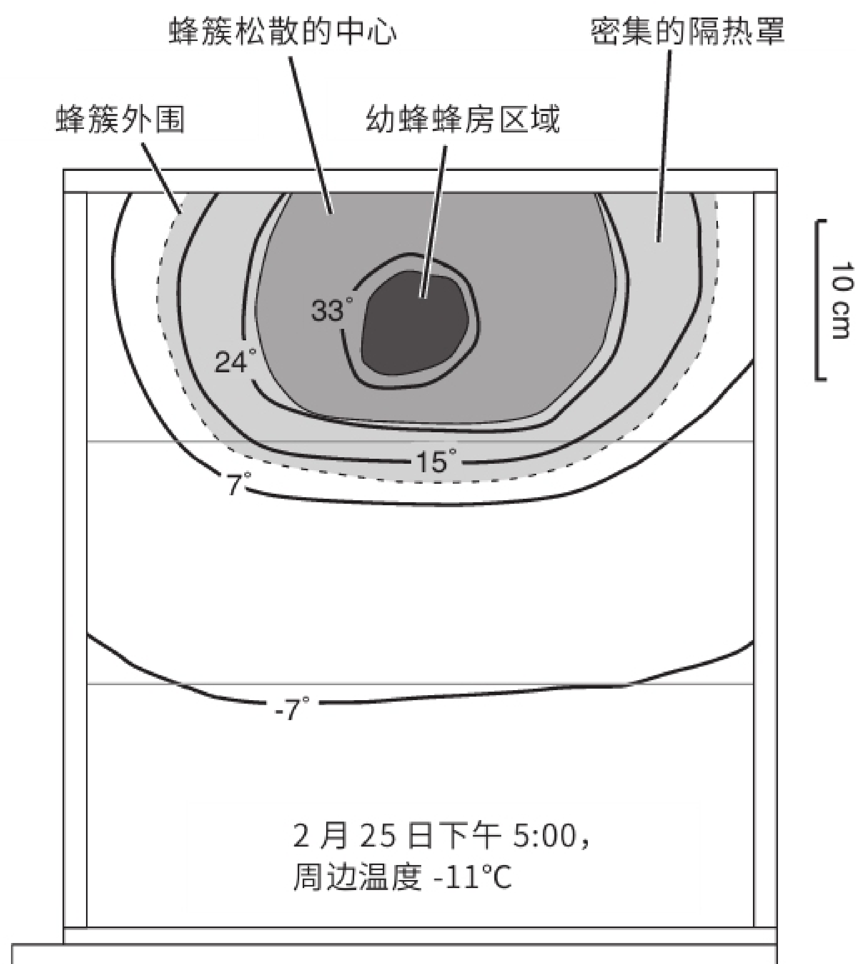


图2.6 冬季蜂簇的剖面图。

蜜蜂群落终年靠花的力量运转。为群落在漫漫严冬里的热量生产提供燃料的是群落在夏季储存在蜂房中的20多千克（44磅以上）蜜。如果你把一个蜂巢放在天平上，每天称称它的重量，称上一年，那么你将看到，在冬天，由于群落消耗蜜储量，蜂巢的重量逐渐减少；在夏天，由于群落匆忙地增加储量，蜂巢的重量时断时续地增加（图2.8）。举个例子，在纽约州的伊萨卡，我饲养的蜂群填充蜂房主要是在5月15日—7月15日这60天

里，此时植物开始大量开花，生产出丰富的花蜜，其中包括刺槐、椴树、漆树灌木丛等木本植物，也包括蒲公英、悬钩子、乳草、三叶草等草本植物。在天气温暖、阳光强烈、花蜜流溢的日子，我放在家里一个台秤上的蜂巢的重量将增加几千克，基本上都是它新采的蜜。养蜂人把一连串这样的日子称作“流蜜期”。



图2.7 不能提供足够庇护的蜂巢。

在短暂的夏季为冬季供暖收集足够的燃料是蜜蜂群落面临的最大问题之一。蜜是黏稠、能量丰富的食物，20千克（约44磅）的蜜可以装满一个16升（约14夸脱）的桶，或50多个熊形的塑料蜜壶。在超市里，你可以看到，这些蜜壶成排地放在葡萄果冻旁边。要创造如此数量的热量储存，需要多少工作努力和储存空间呢？关于工作努力，考虑到新收集的花蜜是（平均）含糖量40%的溶液，而完全成熟的蜜是含糖量约80%的溶液，再考虑到一只觅食蜂一般带回家重约40毫克（约0.001盎司）的花蜜，我们就可以计算出，为生产20千克（约44磅）的蜜而收集足够的花蜜需要一个群落的工蜂往返觅食100万次。此外，如果考虑到每次觅食之旅所飞过的里程和光顾的无数花朵，那么你就会意识到，为了让它们的群落安全越

冬，蜜蜂们付出的努力有多么惊人。

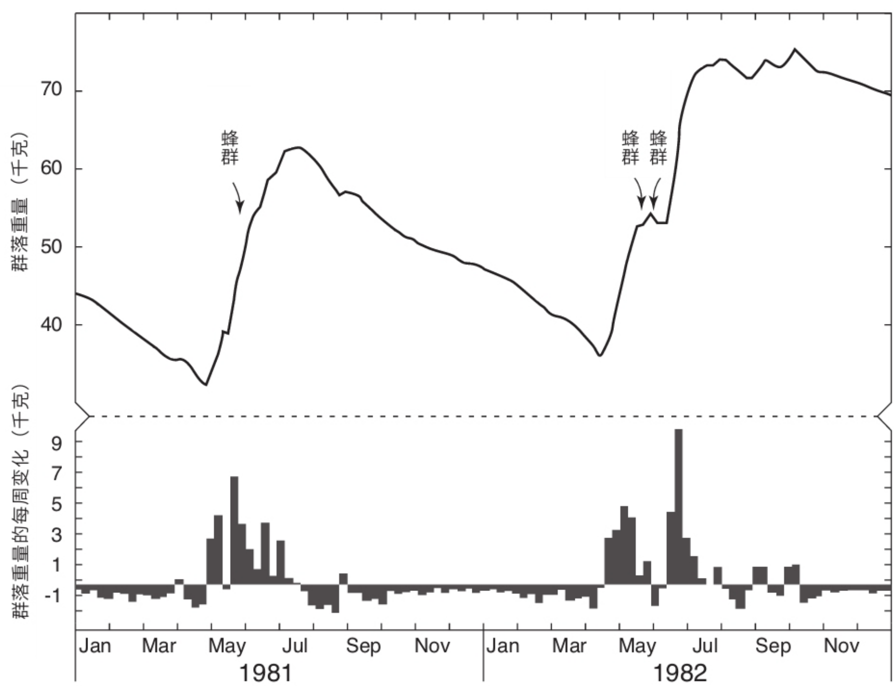


图2.8 一个蜜蜂群落重量（蜂巢加蜜蜂）的每周变化。

关于储藏空间，考虑到储存1千克蜜需要250平方厘米的蜂巢（即每磅蜜需要18平方英寸的蜂巢），再考虑到250平方厘米的蜂巢需要约0.9升的巢穴空间（以容纳装蜜的蜂巢和附近的蜜蜂通道），我们就可以计算出，20千克（约44磅）的蜜储存需要至少约18升（约4加仑）的巢穴。这样一来，我们就能够发现，当一个群落选择其未来居所时，需要排除小于这些容量的树洞。理想状态下，它将找到的筑巢空洞还要比这更宽敞一些，以容纳特别的贮藏蜜的蜂房，以及群落养育行动所需要的更多蜂房。在春季里，当群落为了准备分群而重建其劳动力时，后一种蜂房会占到整个蜂巢一半以上的蜂房。顺便说一下，养蜂人已经找到了一种聪明的方法，来引导蜜蜂拿蜜填满蜂巢。通过让蜜蜂在蜂箱里安家落户，给它们提供的筑巢空间远远大于自然状态下蜜蜂所需的筑巢空间，养蜂人引诱蜂群积聚了数量惊人的蜜，有时候达到一个夏天每个蜂箱储存100多千克（约220磅）蜜。这样一来，住在养蜂人的蜂箱里的一群辛勤的蜜蜂通常会给它们的房东提供数十个装满蜜的蜂房。

除了过冬过程，蜜蜂一年一度的循环在其他方面也是独特的。不妨思考一下一个群落怎样在仲冬开始重建其劳动力。在冬至日之后不久，虽然白天开始变长，但白雪依然覆盖着乡间，每个蜂群都把其冬天的蜂簇的核心温度增加到了约35℃（95℉），也就是养育新蜂的最佳温度。由于蜂簇的核心现在起到了舒适的孵卵器的作用，蜂后利用在此前寒冷的时光里被清空了蜜的蜂房，开始产卵。就在这些卵被产出大约3天后，幼虫孵化出来，开始接受成年工蜂的喂养。刚开始的时候，工蜂用它们头上的腺体分泌的一种蛋白质食物喂养幼虫。但是，在大约3天后，它们开始给幼虫喂一种蜜和花粉的混合物。在孵化出来约10天后，每个幼虫已经长大到接近填满它的蜂房（图2.9），并且开始作茧，在里面变成一只成年蜜蜂。成年工蜂给蜂房盖上一个蜡做的盖子，以便在这一微妙的、蛹的发育阶段保护未成年的蜜蜂。一旦变态在接下来的约一个星期内完成，充分发育的工蜂就会嚼透它蜂房上的盖子，加入它的群落正在壮大的劳动力队伍中。当一个群落在仲冬开始其令人深刻的育幼表演时，仅有约100个蜂房里有正在发育的蜜蜂，但到了春天，第一批花开放，超过1000个蜂房里装着正在发育的蜜蜂，群落成长的步伐逐日加快。到暮春，当绝大多数其他昆虫刚开始变得活跃，蜜蜂群落的规模已经达到鼎盛，拥有蜜蜂2万～3万只，并且已经开始繁殖。



图2.9 装着幼虫的蜂房。这些幼虫是白色的，呈C形。（Wangsberg 摄）

群落增殖

蜜蜂群落的增殖是一个奇妙的复杂事件，因为每个群落都是雌雄同体，意味着它同时拥有雄性繁殖力和雌性繁殖力。这与人类和绝大多数动物截然不同，因为我们和绝大多数动物的个体要么是雄性的，要么是雌性的。但是，蜜蜂群落与很多植物极其相似，例如苹果树。实际上，我觉得，如果把蜜蜂群落和苹果树怎样做到有性繁殖做个比较，将有助于理解蜜蜂群落如何增殖。它们的基本相似性是，这两类个体（蜜蜂群落和树）都既产生雄性的繁殖体，也产生雌性的繁殖体。雄性繁殖体是雄蜂和花粉粒，而雌性繁殖体是蜂后和苹果树的卵细胞。正如来自一棵苹果树的花粉粒为其他苹果树的卵细胞授精，以便在种子里制造胚芽，使其将来长成新树，来自一个蜜蜂群落的雄蜂给来自其他群落的蜂后授精，以产生受精的蜂后，使其将来生产出新的群落。因此，苹果树和蜜蜂群落都依靠异体受精，以避免与近亲繁殖相关的问题。

在如何区分雄性繁殖方和雌性繁殖方上，蜜蜂群落和树木也彼此相像。无论是对蜜蜂还是树木来说，雄性繁殖方都是直接的。在春末夏初，每个群落或每棵树都产生了大量的雄性繁殖体，每个群落有数千只雄蜂，每棵树有数百万花粉粒。它们分散在乡间，不断繁殖。任何一个雄蜂或花粉粒给一个蜂后或卵细胞授精的概率都很低，但由于每一个健康的个体（群落或树木）都派出了一大群雄性繁殖体，经由其小小的雄性基因携带者，群落和树木取得繁殖成功的概率被大大提高。

接下来再说说雌性繁殖方。我们发现，就雌性繁殖方而言，群落和树木中的过程都比较复杂。无论是在群落还是树木中，受精的繁殖体（蜂后或卵细胞）都不像雄性繁殖体那样“单枪匹马”，而是被包裹在一个复杂的大型传播工具中，受到这个工具的保护，在它的帮助下前行。因此，一棵苹果树的卵细胞被密封在苹果里，从目前的苹果树被发出，于是每个卵细胞都被成千上万的保护性细胞包围，而这些保护性细胞形成了坚硬的种皮和美味的果肉。同样地，一个蜜蜂群落里的蜂后被包裹在群里，送离目前的群落，于是每个蜂后都被数万个工蜂包围，而这些工蜂提供了庇护和食物供应。由于每个蜂群或苹果比每个雄蜂或花粉粒大成千上万倍且花费不菲，那么一个群落或一棵树每年产生相对较少的雌性数量，就不足为奇了。一个蜜蜂群落产生的蜂群通常少于四群，每棵苹果树最多结出数百个苹果。但是，由于花费不菲的雌性繁殖体受到了很好的保护，且生活奢侈，它们成功建立一个新群落、生成一棵新树的概率很高。因此，尽管数量不多，但在传播它们的双亲的基因上，蜂群和苹果的效率堪与雄蜂和花粉粒相媲美。

分群

在我生活的纽约州北部，我饲养的蜂群在4月末开始派出它们的雄蜂，在一两个星期后的5月初开始抛弃它们的蜂群，每个蜂群包含一个蜂后和数千只工蜂。实际上，在冬天过去后不久，群落就开始繁殖。在绝大多数年份里，在我们享受数个星期的温暖日子和枫树（槭属）花、猫柳灌木（变色柳）花、臭菘（臭菘属）花盛开之后，分群季就开始了。在这个时候，群落已经采集了很多食物，它们的蜂后已经勤勉地产卵，其工蜂数量迅速增加。只要留意我放在台秤上的蜂箱在什么时候终于结束了其长达6个月自由落体式的重量下降，再次开始靠新鲜的花蜜和花粉而膨胀（可参看图2.8），我就能相当准确地预言将在何时发现我的第一个子蜂群。

分群始于初夏，因为要想挺过下个冬天，每个新群落都有很多事情要做。具体说来，每个蜂群（新群落）必须选定一个适宜的筑巢空洞，占有它，然后建造一套蜂蜡蜂房，养育新工蜂，储存足够的供应品以挺过冬天。趁早下手肯定有助于群落扫清这些障碍。可悲的是，尽管如此，很多新群落仍不能储存足够的蜜，结果只能在它们经历的第一个冬天忍饥挨饿。20世纪70年代中期，我在三个春秋中追踪了生活在伊萨卡周边树上和房子里的数十个野生蜜蜂群落的命运，发现能活到次年春天的“创始者”群落（新群落）不到25%。相比较而言，近80%的“既有”群落（定居至少一年的群落）会挺过冬天，而这无疑是因为它们在前一个夏天不必匆匆开始。养蜂人用三句相当冷峻的、押韵的话语，描述了蜂群所面临的时间和能量危机：“5月里的蜂群值一堆干草，6月里的蜂群值一把银调羹，7月里的蜂群连一只苍蝇都不值。”

无论是在5月、6月还是7月，要准备分群，一个群落要采取的第一步都是养育10个或10个以上蜂后，它们都是老蜂后的女儿。蜂后养育始于蜂后杯的建造。蜂后杯类似倒扣的碗，用蜂蜡建成。它们通常被建在由一些蜂房组成的、较低的边缘部分，而这些蜂房通常是一个群落正在生产幼蜂的地方。它们将形成一些大型蜂房的基础。这些蜂房头朝下，形状像花生，蜂后将在它们里面被养育（图2.10）。接下来，老蜂后在10多个蜂后杯里面产卵，工蜂用蜂王浆养育孵化出的幼虫，确保它们发育成蜂后。关于蜜蜂的一个悬而未决的谜团是，究竟是什么促使一个群落养育蜂后，从而开始其分群的过程。养蜂人知道，群落的巢里的一些条件（成年蜂的拥挤、众多未成年的蜂、不断扩大的食物储量）、蜂巢外的一些条件（充足的食物源和春天）和为分群而进行的蜂后养育有关。然而，直到今天，也没有人知道，当工蜂做出开始分群过程的关键决定时，它们正在感受并综合的具体动因究竟是什么。



图2.10 养育蜂后的花生形状的巨大蜂房。（Pislisgate 摄）

新蜂后的发育非常迅速，从产卵到成年蜂后现身于它的蜂房仅需16天。随着新蜂后的发育，老蜂后经历了一些变化，这些变化将为它和蜂群一起离开做好准备。随着日子一天天过去，工蜂对它的喂养越来越少。它的产卵量下降，腹部再也不会因为充满完全成形的卵而膨胀，而是迅速缩小。不仅如此，工蜂开始对它们的母亲表现出轻微的敌意，摇晃它，推它，轻轻地咬它。每当一只工蜂摇晃蜂后时，它都会抓住蜂后的前腿，晃动它自己的身体一秒钟左右，促使蜂后剧烈摇晃10～20次（图2.11）。这一次次粗暴的对待最后变得几乎持续不断（每10秒钟左右发生一次），迫使蜂后不断在蜂巢上行走。这种不断增加的运动，加上喂养的减少，会导致蜂后的体重下降25%。虽然老蜂后一般太大、太重，飞不起来，但通过这种方式，它逐渐变得可以飞行。

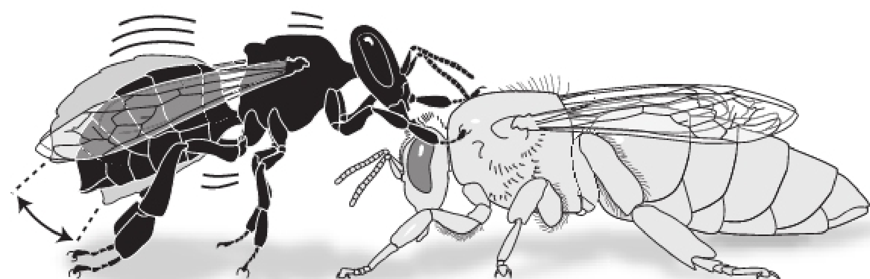


图2.11 一只摇晃蜂后的蜜蜂。箭头显示了蜜蜂身体的背部-腹部振动。

当新蜂后逐渐成熟、老蜂后不断衰弱时，工蜂也正在为老蜂后和数千只工蜂即将到来的大规模离开做准备。为确保离开家时获得良好的能量供应，工蜂会“增肥”，往身体内塞蜜，导致腹部明显凸起。在一项研究中，来自准备分群的群落的工蜂的胃被小心地切开、称重，结果发现绝大多数蜜蜂已经给它们的胃里装了一两滴蜜（35～55毫克），从而把它们的体重增加了约50%。这样一来，当一个蜂群离开并且前往一个新家时，它的重量的约1/3是食物储备。工蜂的膨胀并不是它们在分群准备期中做的唯一的明显调整。为了准备在新巢址建造蜂房所需的密集的蜡分泌，位于工蜂四个腹节的腹侧板上的蜡腺变得过度肥大。如果从一个即将分群的群落摘下一只工蜂，把它翻转过来，就会发现从重叠的腹侧板凸出来的白色蜂蜡屑（图2.12）。但是，就在分群之前，工蜂最显著的变化也许是它们越来越嗜睡。很多工蜂安静地悬在蜂房上，其他工蜂则聚在蜂巢入口外休息，警觉的养蜂人会意识到分群迫在眉睫。生物学家和连环画书画家杰伊·霍斯勒（Jay Hosler）已经形象地把这一奇怪的不活跃期称作“分群前的平静”。

然而，数十只蜜蜂仍旧活跃，并且开始搜索方圆5千米或更大范围内的乡间，寻找可能的巢址。这些奋发有为的个体是巢址侦察员，是这本书的核心角色。在第四章中，我们将看到它们是谁。



图2.12 工蜂腹部下面的蜡屑。（Waugsberg 摄）

2007年夏天，我认识到，在触发分群的下一个主要事件的过程中，巢址侦察员发挥了关键作用。这一主要事件就是蜂群爆发性地离开母巢。我在这一工作中的伙伴是朱丽安娜·兰热尔（Juliana Rangel）。她是我指导的一个研究生。她聪明、开朗、勤奋，是个不错的研究者。我们认识到，侦察蜂是策划蜂群大规模迁移的最佳人选，因为它们特殊的职业让其足迹遍布巢里巢外，它们在巢外搜寻潜在的居所，在巢里恢复体力、休息。只有巢里巢外的信息都掌握的蜜蜂，才能够准确选择蜂群离开的时间。在家的时间里，侦察蜂能分辨出正在发育的蜂后何时到达化蛹阶段，以及应该何时封闭蜂房。在外面的时间里，它可以分辨何时天气温暖、阳光明媚，从而有利于旅行。当这两方面的要求都被满足，侦察蜂们就会立即开始行动。激动的侦察蜂首先从聚在蜂巢入口处的那簇蜜蜂开始，在它们那些冷淡、平静的姐妹之间攀爬。每过几秒钟，侦察蜂就会停在一只安静的蜜蜂旁，用它的胸把后者压一会儿，同时活动它的飞行肌肉，以产生200～250赫兹（每秒的周数）、持续一秒左右的振动。这个信号被称作工蜂吹哨，听起来（由于高频率的泛音）像一级方程式赛车引擎全力加速发出的声音。这声音是在告知那些不活跃的蜜蜂，应该通过抖动把飞行肌肉加热到适于飞行的35℃（95℉）了，以便为蜂群的离开做准备。侦察蜂“吹出”的哨声刚开始时断时续且微弱，但在接下来一个小时左右的时间里却变得持续、响亮，因为越来越多的侦察蜂“吹出”“该热身了”的信息。最后，热烈吹哨的侦察蜂感觉到它们全部的同巢伙伴都已做好飞行准备（也许是通过不断与升温的蜜蜂适当接触做到的）。接下来，侦察蜂开始发出第二个激励信

号，也就是嗡嗡轮次。在这一过程中，每个侦察蜂兴奋地在蜂巢里跑来跑去，勾画出一条弯曲的路径，不时振动翅膀发出嗡嗡的声音，在呆滞的蜜蜂间挤来挤去。它们这时候要传达的信息是：“该动身了！”

它们的确动身了！现在几乎所有工蜂都变得兴奋起来，跑来跑去，涌向出口，在出口汇成洪流，向空中飞去，同时也把母蜂后推了出去，创造了养蜂人所谓的“原生蜂群”（图2.13）。蜂群包含约1万只蜜蜂，占群落蜜蜂总量的约2/3。这些分群的蜜蜂互相绕着飞行，就像一股剧烈的旋风，形成了一片直径10～20米（30～60英尺）的云，蜂后飞在它们中间的某个地方。它们不会飞远。一些工蜂很快就会在树枝之类的东西上安顿下来，蜂后随即加入。在接下来的10分钟至20分钟内，整片蜜蜂云就会聚集成一个胡须状的群体。工蜂受到了蜂后的气味的吸引，也受到第一批安顿下来的工蜂释放的刺激性柠檬味吸引信息素的吸引。第一批安顿下来的工蜂从它们的气味腺体（位于腹部顶端附近）释放出信息素，并通过扇动翅膀让信息素的气味散开。在接下来的几个小时或几天里，绝大多数蜜蜂会安静地悬在那里，而侦察蜂则忙着搜寻周边地区，找出一些备选的居所，并选出一个适宜的居所。一旦侦察蜂完成了民主决策，会劝诱整个蜂群再次起飞，然后引导蜂群飞往新家。

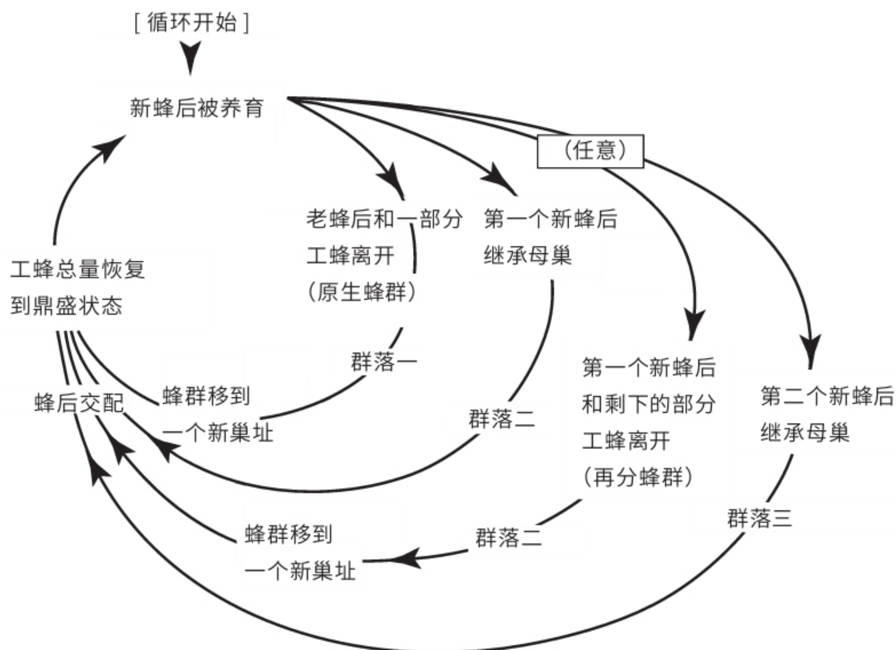


图2.13 蜜蜂群落生命周期的重大事件。

我们的视线再回到母巢，那里还有数千只工蜂、10多个蜂后蜂房、成千上万个工蜂幼虫的蜂房，以及很多食物。仍然待在家里的工蜂现在没有了蜂后，但过不了多久，一只新蜂后就会出现。在等待的日子里，随着新工蜂出现，母群落的工蜂总量会反弹。通常情况下，新出现的工蜂数量庞大，到第一个处子蜂后从它密封的蜂后蜂房里现身时，群落的力量就已经恢复。如果群落的确重获了力量，工蜂就会把第一个处子蜂后从尚存的蜂后蜂房旁赶走，以防它毁掉其他蜂后的蛹。工蜂也会避免咬掉蜂后蜂房带盖子那一端上的蜡和蛹茧纤维，以防止其他处子蜂后获得自由。不过，只要被监禁的蜂后把它们的舌头从蜂后蜂房的小裂缝里伸出来乞食，工蜂也会喂养它们。与此同时，第一个出现的处子蜂后会通过蜂后吹哨信号（所谓的“嘟嘟声”），来宣告其存在。蜂后“吹哨”的方式和工蜂一样，也是用胸部压住一个东西，活动其飞行肌肉。然而，蜂后压的不是蜜蜂，而是一个蜂房，可能是为了把它的信号传递给更多的受众。此外，蜂后发出的吹哨信号也比工蜂长，因为其中包含多重脉冲（图2.14）。当第一个处子蜂后吹哨时，工蜂马上停止一切活动，一直到信号结束，也许是为了把它们纷乱的脚步制造的背景噪声降至最低。被监禁在蜂房里的处子蜂后吹哨回应，制造出比第一个处子蜂后的“嘟嘟声”略长、音调低的“嘎嘎声”。这些嘎嘎声几乎可以肯定地告知第一个处子蜂后，它的致命对手即将登场。

这一坏消息也许会导致第一个处子蜂后随着第二个蜂群离开。养蜂人将第二个离开的蜂群称作“再分蜂群”。第一个处子蜂后这么做意味着它放弃了母巢值得拥有的资源财富，例如蜂蜡蜂房、工蜂幼虫、储藏的蜜，并且开始了存在风险的构建一个新群落的旅途。然而，对于它来说，与待在家里并尝试杀死它所有存在致命危险的竞争者相比，这一行动方针的危险性或许要小一些。要不了多久，工蜂就会开始摇晃第一个处子蜂后，让它为飞行做好准备。过不了几天，如果好天气不断，工蜂就会在第二个蜂群离开时把蜂后推出蜂巢。这一过程随着蜂后的不断出现一再重复，直到群落虚弱到再也无法承受分群。到了这时候，如果蜂巢里仍有多个处子蜂后，工蜂会允许它们自由出现。第一个出现的处子蜂后通常会企图杀死那些仍在蜂房里的其他处子蜂后。在寻找蜂后所在的蜂房的过程中，它撞击蜂房，在蜂房的边侧咬出小洞，蜇蜂房里的蜂后。然而，如果两个或以上处子蜂后一起出现，那么它们就会殊死搏斗，互相抓着，并试图蜇对方。蜂后打得不可开交，每个蜂后都奋力地想把自己装满毒液的刺扎进对方的腹部。最后，一个蜂后胜利，另一个则遭受致命打击，在麻痹中瘫倒，从蜂房上掉下来，并且很快死去。残酷的斗争会持续下去，直到仅有一个处子蜂后存活。数天后，胜利者会进行婚飞，并且一旦完全交配，就开始产卵。它的儿女很快就会遍布母巢。一旦和它的工蜂搬进它们的新家，任何在再分蜂群中离开的处子蜂后也同样会进行婚飞，因为蜂后从未在巢里交配。

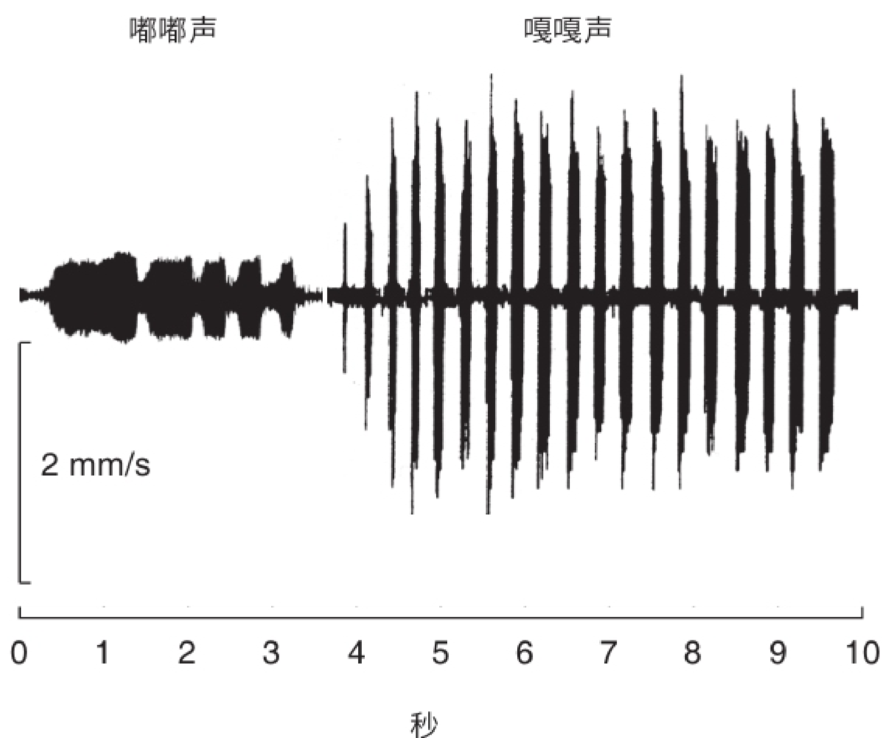


图2.14 蜂后的吹哨信号，被记录为蜂房的振动。一个在蜂房上走动的处子蜂后制造了嘟嘟声，引出了另一个仍被监禁在蜂房里的处子蜂后发出的嘎嘎声。竖轴上的单位（mm/s）是一种声能测量标准。

第三章 蜜蜂的梦想家园

如果我可以自信地说，

为了你，我仍会在那里

一天，甚至一年，

我亲爱的。

这是因为，虽然

论个头我最小，

但我已经本能地洞悉我的裂缝和洞穴。

——罗伯特·弗罗斯特（Robert Frost），《鼓丘土拨鼠》（*A Drumlin Woodchuck*，1936年）

就像罗伯特·弗罗斯特诗中的土拨鼠那样，蜜蜂群落“本能地洞悉”自己的居所。这是因为，只有特定的树洞才不仅能更好地防御捕食者，也能在严苛的自然条件下（尤其是强风和严寒）提供足够的庇护。一个潜在住宅的显著特点不少于6个，其中包括洞穴体积、入口高度、入口大小、是否之前有别的群落曾在此安居。这些特点被一一评估，以便形成对巢址质量的总体判断。仅仅在大约30年前，蜜蜂挑选它们的家时秉持的那种谨慎才为人所知。考虑到自古代以来，人类一直在饲养蜜蜂，这种后知后觉好像有些出人意料。人类之所以最近才了解到蜜蜂的选址偏好，是因为从本质上来说，养蜂是照料蜂箱里的群落，蜂箱由养蜂人制作，养蜂人想把它们放在哪里就放在哪里。最早的养蜂记录来自埃及一座神庙中的一块制造于约公元前2400年的石质浅浮雕。这块浅浮雕描绘的是农民正在从一堆圆柱状的陶蜂箱里取出蜂房，把蜜装进罐子里的情景（图3.1）。于是，约4400年以来，与蜜蜂的关系最为密切的人们已经把注意力集中在为服务于人的目的的蜜蜂设计住房，在很大程度上忽视了蜜蜂自身在家里寻求的东西。例如，人造的蜂箱通常要比自然的巢穴宽敞得多，因此与生活在自然界的蜜蜂相比，生活在养蜂场的蜜蜂储存了更多的蜜，分群也不那么频繁。同样地，养蜂人的蜂箱是在地面上放置的，便于人类操作，但对蜜蜂来说却是危险的。生活在地面上的蜜蜂群落容易被熊等具有毁灭性的捕食者发现，

遭到它们的攻击。

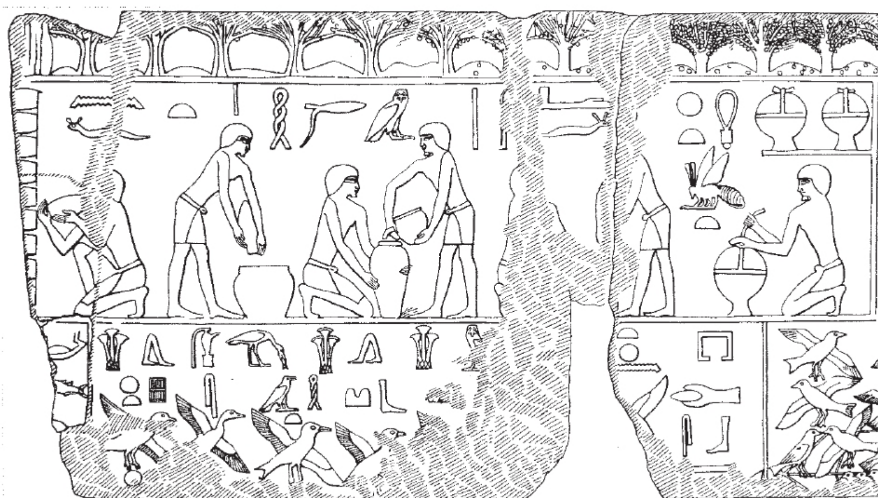


图3.1 已知最早的养蜂和处理蜂蜜记录，来自埃及阿布格拉布的尼乌塞尔太阳神庙。该神庙大约建造于公元前2400年。左侧描绘的是从高高的一堆陶蜂箱里收获蜜，中间是处理蜜，右侧是装蜜。

野生群落的巢

1975年，当我为博士论文项目开始研究蜜蜂的民主寻家过程时，我断定，从逻辑上讲，第一步要确定对一个蜜蜂群落而言，什么造就了它们的梦想家园。这会告诉我们，当一个蜂群确定多个候选巢址并从中选择最佳的一个时，它寻求的是什么。我猜想，对一个蜜蜂群落来说，确定完美的居所是一项挑战，因为蜜蜂也许评估过每个候选巢址的几个特点，并且在判断一个巢址的总体优势时，可能对每个特点的衡量是不同的。尽管如此，我估计，如果我能确定哪些特点对蜜蜂而言是重要的，以及它们对每个特点的偏好是什么，就能近于达到我的目的。

我还估计到，要确定蜜蜂的选址偏好，我首先应该找到一些住着野生蜜蜂群落的树，把树锯倒，把有蜂巢的树干部分劈开，仔细查看它们的自然住所（图3.2）。生活在自然界中的每个群落都占据着一个由侦察蜂选择的巢址，因此似乎可以合理地认为，野生群落巢址中的一致性将会产生关于蜜蜂巢址偏好的线索。此外，几乎可以毫无疑问地认为，这些偏好处于蜜蜂寻家过程的中心，因为指引蜂群迁居到合适的巢穴的，正是这些偏好。

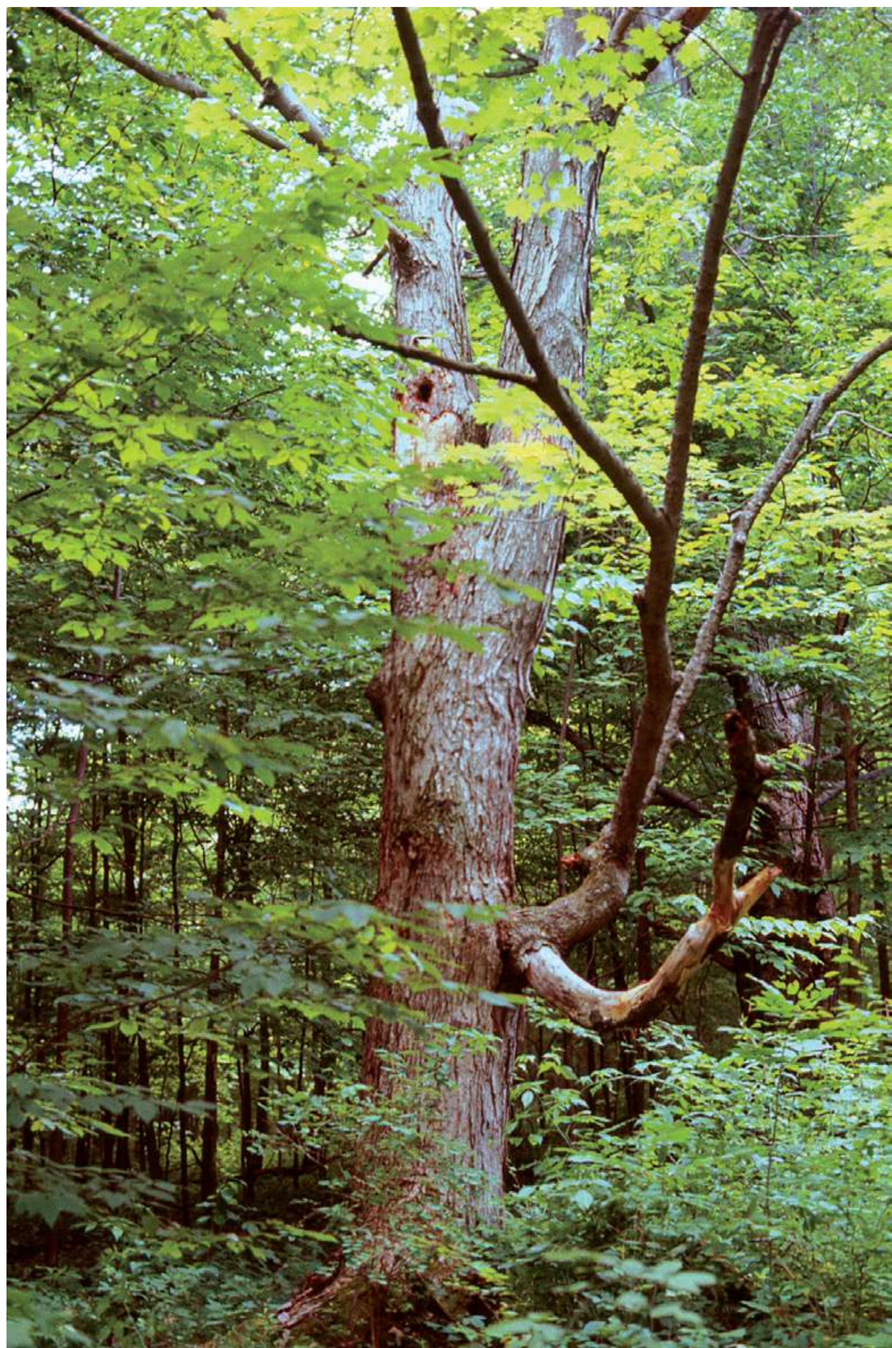


图3.2 空心树，蜂巢高高地稳居左侧树杈，有个节孔充当巢的出口。

回到1955年，林道尔记录了自己在慕尼黑以东的广阔乡间做的实验。在做实验的过程中，他在某个时候给一个蜂群准备两个特点不同的蜂箱，然后观察哪个蜂箱更吸引侦察蜂。这些实验只产生了初步的发现，因为林道尔只能为每个巢址特点的每次检验进行为数不多的尝试。然而，他还是感觉到，蜂群已经基于防风、巢穴大小、有无蚂蚁、日照条件等不同，在他提供的蜂箱里做出了选择。让林道尔印象深刻的是，在评估可能居所的可取性时，蜜蜂显然注意到了它的多个特点。他想知道理想的蜜蜂居所是什么，暗示要解决这个谜团，“最好就此事问问蜜蜂自己”。我将通过考察蜜蜂的巢，解决这个谜团。

仔细描述生活在树木里的蜂巢的前景之所以吸引我，不仅有情感原因，也有理性原因。在上大学的时候，我主修化学，并且做了几个小的有机化学、生物化学、生物物理学研究项目。当然，这些研究几乎全是在室内做的，是在干净、明亮、近乎无生命的实验室里完成的。但是，那时候，作为刚刚读研的生物学学生和动物行为研究的新手，我热衷于到户外工作，把所谓的冯·弗里施-林道尔的方法应用于动物行为研究。在其自传《走向蚂蚁的旅程》（*Journey to the Ants*）中，伯特·霍尔多布勒和爱德华·O.威尔逊解释说，冯·弗里施和林道尔拥有的研究哲学基于：

一种对有机体的彻底、喜爱的兴趣，一种对有机体的感受，尤其是当它适合自然环境时。这种完整有机体的方法规定，要以你能采取的各种方式来了解你选择的物种。要试着去理解，或至少试着去想象，它的行为和生理机能如何使它适应了现实世界。然后，就像解剖那样，选择一种行为，对其进行分解和分析。如果你确定了一种可以称作你自己发现的现象，就把研究推向了最有希望的方向。

在哈佛的生物行为学课程上，我的论文导师伯特·霍尔多布勒介绍过这种研究行为的方式。更重要的是，通过他优美得令人惊诧的蚂蚁社会行为研究，霍尔多布勒向世人展示出蚂蚁的威力。于是，在我读研的第一年年末，我迫不及待地想出去。我想感受生活在自然界中的蜜蜂，进一步分析它们的寻家行为，看看我能不能推进马丁·林道尔在大约20年前留下的未竟的研究。

我知道，一旦参加完春季学期的期末考试，我将会逃离哈佛。我已经打定主意，要返回康奈尔的戴斯蜜蜂研究实验室。此前的四个夏天我都在那里工作，当时我还在上大学。实验室的主任罗杰·A.莫尔斯真可谓一位慷慨的绅士。他欢迎我回来，给我分配了一张桌子。他还给我提供了从事那一项目所需的几样基本工具，其中包括一把非常管用的链锯、钢楔子、大锤、实验室的一辆绿色敞篷小货车。最重要的是，莫尔斯“大夫”还安排我和昆虫学部的技术人员赫布·纳尔逊（Herb Nelson）合作。赫布少年时曾在缅因的森林里做过伐木工，能教我怎样在不危及自身的情况下砍倒大树。

赫布和我开始对一些生活着蜜蜂的树下手。其中很多树还是我在高中时发现的，当时我考察了我家周围的树林。还有些目标是新增加上去的。在此之前，我曾经在当地报纸《伊萨卡日报》（*Ithaca Journal*）上刊登了征求广告，确定了一些树。征求广告这样写道："征求空心树。如果树上住着一个蜂群，每棵将支付15美元或15磅蜜。联系电话：607-254-5443。"我担心没人给我打电话，但短短一个星期，我就取得了伊萨卡周边树林里18棵树木的所有权。两位树主人要了一定费用，其余的要求用蜂蜜代替树款。

收集这些蜂巢的程序虽然简单，但有一定危险。在太阳升起前不久，当所有的蜜蜂还在蜂巢中时，我会拿着一罐氰化钙粉（氰钙粉）、一把旧调羹匙、一些布片，徒步走到一棵生活着蜜蜂的树下。如果蜂巢入口太高，爬不上去，我会带一把铝制伸缩梯。我的目标是把氰化钙粉舀进蜂巢入口，然后迅速地用布片塞住它。氰化钙粉将和空气中的湿气发生反应，产生氰气。如果一切按照计划进行，这些氰气将杀死蜜蜂，但不会要我的命。（有一次，我把氰化钙粉罐子从梯子上丢了下去，里面的氰化钙粉撒出来好多，我立即屏住呼吸，从梯子上下来，把盖子盖上，从不断扩大的致命气体中冲了出去。）杀死蜜蜂后，我们就可以把树伐倒，收集蜂巢，不用担心遭到凶猛的攻击。当我剖开野生蜂群的巢时，这种办法也能够让我统计它里面的蜜蜂的数量。

杀死蜜蜂后，我会回到戴斯实验室，叫上赫布，把我们那天需要的工具装上小货车，其中包括链锯、钢楔子、大锤、绳子、坡道板、卷尺、磁罗盘、35毫米相机、笔记本。我们的目标是锯倒我刚光顾过的那棵树，锯掉装着蜂巢的那部分树干，拖到车上，拉回实验室。我记得，赫布很自信，往往把车开进树林深处，靠近每一棵生活着蜜蜂的树。（"只要把那段大木头装上去，我们就有足够的牵引力把它拖回来。"）他还先细心检查每棵树的倾斜度和树冠，然后才动手伐树。（"你要知道树往哪个方向倒。"）这两样给我留下了深刻印象。赫布的伐木技术没有生疏，每棵树都正好倒在了他选好的林间空地上。有一次，我们把一棵树放倒在地上，接着要锯掉有蜂巢的那部分。锯的时候我们做了一系列横截，从远高于和远低于蜂巢入口的地方开始，然后逐步向入口靠拢，直到链锯开始飞溅深褐色的朽木或黄棕色的蜂蜡，显示我们已经锯破巢穴。接下来，我们把有蜂巢的那段原木滚到车上，把它拉回实验室，并且把它剖开（图3.3）。有时候，那段原木很大，有2米长（约6英尺），近1米厚（约3英尺）。最后，我们会把打开的蜂巢拖进室内。在那里，我会在良好的光线下小心地剖开它，同时测量巢穴的重要部分，以及它里面包含的东西。为了测量巢穴的体积，我先是除去蜂房，然后往它里面一升一升地填沙子。当我从破裂的蜂房里捡死蜜蜂时，我早晚会捡到失去生命的蜂后。我既为杀死了一整群蜜蜂感到难过，同时又感到激动，知道我将是第一个详细描述蜜蜂的

自然之家的人。



图3.3 图3.2中显示的住着蜜蜂的树上的自然蜜蜂巢。装着蜂巢的那一部分树干已经被剖开，显露出包含着蜜的蜂房（上）和包含着幼虫的蜂房（下）。入口的洞在左侧，在巢穴上面2/3处。

1975年夏天，我们搜集到21个空心树巢，把它们剖开观察研究。这些蜂巢足以拓宽我们对生活在木头里的野生群落的蜂巢的了解。我也确定了另外18棵树上的蜂巢，不过没有进一步锯开树研究它们，因而只获得了关于它们的入口的信息。既然蜂巢入口是一个群落的家的“前门”，那么很可能入口对蜜蜂极其重要，于是我给予了特别关注。我们发现蜜蜂占据了很多树种，如橡树（栎属）、胡桃树（核桃属）、榆树（榆属）、松树（松属）、山核桃树（山核桃属）、椤树（椤属）、枫树（槭属）。这暗示，蜜蜂对树种并不太挑剔。

意料之中的是，蜜蜂占据的树洞通常又高又圆，和树干的形状一致。但是，出人意料的是，这些野生群落占据的树洞绝大多数比蜂箱小很多。巢穴的平均直径只有20厘米（约8英寸），高150厘米（约60英寸），因此它的容量仅有45升（约41夸脱）（图3.4）。这种大小的树洞提供的生存空间仅为养蜂人的蜂箱的1/4或1/2。蜜蜂难道是想告诉人们，它们更喜欢相对较小、舒适、更容易在冬天保暖的巢址？一些群落占据的树洞仅有20～30升的筑巢空间，不过我还没发现筑巢空间小于12升的。这种约12升的最低限度难道表明，蜜蜂谨慎地避免过度狭窄的家园，以免缺乏足够的空间来储存过冬所需的蜜？生活在这些树洞里的蜜蜂肯定在妥善利用它们的生存空间，因为每个群落都给自己的巢穴塞了多重蜂房。由于每个蜂房都形成了一个全覆盖的帘幕，遍及（通常）狭窄的树洞，蜜蜂在蜂巢里建造狭窄通道的方式给我留下深刻印象。这些通道贴着树洞的洞壁，于是它们可以轻松地从一个蜂房爬向下一个蜂房。很显然，这些蜜蜂已经按照所有养蜂人都熟悉的方式，组织了对蜂房的利用方式，把蜜储存在蜂巢的上部，在下部饲养幼虫。顺便说一下，我在8月份搜集的蜂巢显示，绝大多数群落在储存冬天取暖燃料上进展顺利。我剖开的蜂巢平均包含14千克（约30磅）金色的蜜。令人懊悔的是，它们都已经被氰化钙粉污染。

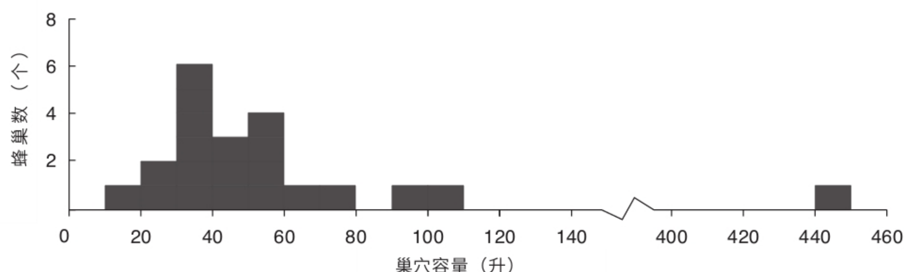


图3.4 21个空心树内的蜂巢的巢穴容量分布。

蜂巢的入口的一致性也显示出蜜蜂可能的巢址偏好。绝大多数入口由一个节孔和缝隙构成，总面积仅有10～30平方厘米（2～5平方英寸）（图3.5）。它们一般位于高高的树洞的底部，在树的南侧，接近于地面。我能理解小型、接近地面、向南等趋势，因为它们会让绝大多数捕食者难以进入巢穴，相对而言免于穿堂风，也许还可以被太阳晒着。对一个群落来说，所有这些都是有利的。但是，蜂巢入口距离地面仅有数英尺，让我大惑不解。我认为，低的蜂巢入口肯定很容易被捕食者发现，例如熊，而熊的攻击有可能是致命的。此外，我知道，在中世纪，北欧（德国、波兰、俄国，被输入北美洲的蜜蜂的祖籍地之一）的森林里，熊对树上的蜂巢的袭击是个大麻烦，拥有那些蜂巢的森林养蜂人被迫发明出一些可怕的装置，来杀死喜欢吃蜜的熊。被安装在蜂巢外面、带铰链的平台就是这样一种装置。当熊爬上平台去攻击蜜蜂时，平台会坍塌，导致熊跌到下面的一个方格栅栏上，而这个栅栏由非常锋利的木桩构成。



图3.5 图3.2所显示的空心树里的蜂巢的节孔入口，里面显然有一些蜜蜂。这个入口大约有5厘米（2英寸）宽、8厘米（3英寸）高。

因此，刚开始的时候，我对位于树的高处的蜂巢少感到困惑。但是，正如随后将要解释的那样，我们现在知道，蜜蜂实际上非常偏爱入口距离地面很高的巢穴。我现在还知道，我最初认为的绝大多数蜂巢距离地面很近的看法是一种错误。这种错误是一种非故意的偏见造成的，而这种偏见存在于我对自然蜂巢的数量进行抽样的方式中。由于我研究的蜂巢是被路过住着蜜蜂的树的一个人偶然注意到的，也由于与树端蜂巢入口相比，人们更有可能注意到从一个接近于地面的蜂巢入口出入的蜜蜂，我无意间研究起入口比典型蜂巢入口低得多的蜂巢。我确信这一点，因为数年后，当我成

为一名猎蜂人并且掌握了古老的钓蜂技艺（把觅食蜂从花朵上诱开，然后观察它们怎样回巢，从而确定住着蜜蜂的树的位置），我发现，每次捕猎到最后，我都会费力地找到那些蜜蜂，看见它们从一棵树上的一个高高的蜂巢入口进进出出，就像图3.2所显示的那样。迄今为止，我已经通过钓蜂确定过27棵住着蜜蜂的树，发现它们的蜂巢入口的平均高度为6.5米（约21英尺）。不用说，我现在很留意非故意的取样偏见潜藏的危险。

位置，位置，还是位置

尽管对蜜蜂的自然家园进行的描述性研究具有毁灭性，但它依然是我最喜爱的研究之一，因为它让我接触到了生活在自然界的蜜蜂，使作为研究者的我因此获得了某种研究上的自信。在我下一步的研究中，它也自始至终地指引着我。我下一步研究的是蜂群如何选择家园，也就是检验我们发现的巢址模式（空洞容量、入口面积、入口高度等等）究竟是侦察蜂的偏好导致的，还是仅为可利用的树洞的共同特点。我是在阅读了东非和南非的养蜂情况后，才产生设计这一检验研究的想法的。在这些地区，为获取蜜蜂，养蜂人把蜂箱（通常是一段中空的原木，两头堵住，只留一个洞口）悬挂在树林里，等着蜂群占据它们。我从来没有听说过或读到过，北非有人用“诱饵蜂箱”来捕捉蜂群，但根据我的推理，如果有人能够这么做，那么我就可以按组悬挂蜂箱，每组两三个蜂箱，每个蜂箱外观大小相同，但互有差异，要么是空洞容量不同，要么是入口距离地面高度不同，从而可以获悉蜜蜂的巢址偏好。我希望来自野生蜂群的侦察蜂发现那几组蜂箱，在一组蜂箱里进行选择，并持续地占据那些有某些特点的蜂箱，从而透露它们的选址偏好。

如果要开始一项实验性研究，那么人们几乎总是先做一个小规模的、低费用的预研究，找出利于操作的适当方法，然后才开始费用高昂的全面研究。1975年夏，我做过一项预研究，想看看野生蜂群占据诱饵蜂箱的频率是否足够给予我的研究计划适当的成功机会。我从戴斯实验室找到一些废胶合板，做了6个蜂箱，每个都是简单的立方体，长、宽、高各35厘米（14英寸），前面有一个直径4.5厘米（1.75英寸）的入口。我设计这些蜂箱，是为了模仿我在住着蜜蜂的树上发现的筑巢空洞。我的蜂舍看上去像鸟舍，只不过在入口处钉了铁丝网，可以把鸟儿挡在外面，让蜜蜂进去。我把蜂箱拿到一处我熟悉的地方，然后把它们钉在大树上，距离地面约5米（15英尺）。那个地方在埃利斯山谷中的我老家的“领地”里，我过去经常喜欢去那里。我现在仍清晰地记得，几个星期后，等到6月末，当我检查我钉在卡斯卡迪拉溪边一棵枯榆树上的一个蜂箱，看到几十只皮革颜色的蜜蜂正从它的入口进进出出时，别提有多激动了。一个蜂群已经搬进去了！哈哈！在接下来的几个星期里，又有两个蜂箱被蜂群占据，这让我更加激动。这一预研究很简单，但它产生了不错的效果，让我知道我的

计划很有可能行得通。我在下个夏天的计划现在变得更加清晰，我必须布置数十个蜂箱，设计各异，“就”它们的理想居所“问问蜜蜂自己”。

计划进展顺利。在1976年和1977年的每个夏天，我都要在汤普金斯县（Tompkins County）境内设立200多个绿色蜂箱，两三个一组，并且在每个夏天，我超过一半的蜂箱组都会吸引至少一个野蜂群。每个组里的蜂箱都间隔约10米（约33英尺），安装在大小相似的树上。或者甚至更好，安装在电线杆上，从而在可见度、曝风度等方面完全一致（图3.6）。每组蜂箱旨在检验一种巢址偏好。它之所以能做到这一点，是因为它让蜜蜂在两种蜂箱之间做了个选择。一种蜂箱的所有特点都和自然界中的典型巢址的特点（例如平均入口面积、平均空洞容量等）一致；另外一种蜂箱和第一种大小相同，但另有差异，具有非典型的价值。按照这种方式，可以通过两种蜂箱间一种变量的不同，检验野生蜂群的一种偏好。例如，为检验在入口大小上的偏好，我布置了两个大小一样的立方体蜂箱，但一个蜂箱的入口面积是典型的12.5平方厘米（2.5平方英寸），另一个是75平方厘米（12平方英寸），大于正常的入口面积。与之相似的是，为检验在空洞大小上的偏好，我布置三个大小一样的立方体蜂箱，其中一个蜂箱的空洞容量是典型的40升，另外两个的容量则是巢穴容量的两个极端，分别是10升和100升。



图3.6 钉在电线杆上的两个蜂箱。两个蜂箱提供同样的巢址（一样的空洞容量和形状，一样的入口高度和方向，等等），只是右边的那个入口

（12.5平方厘米，或2平方英寸）小于左边的那个的入口（75平方厘米，或12平方英寸）。

为制作这项研究所需的众多蜂箱，我1975年的圣诞节假期的绝大部分时间都待在戴斯实验室，在那里的木工车间锯木、敲打、上漆。我在那里制作出252个蜂箱，用掉的胶合板（70多块）足以建造一座小房子。有了这数百个蜂箱，我终于在1976年和1977年捕捉到124个蜂群。

正如图3.1所显示的那样，蜂群在各种巢址变量上展示其偏好，其中包括入口大小、入口方向、入口距离地面的高度、入口距离空洞地板的高度、空洞容量、空洞中以前是否有蜂巢存在。蜜蜂已经向我们透露，它们偏爱的蜂巢入口相当小，面对南方，距离地面很远，位于巢穴的底部。这四种与入口相关的偏好无疑会帮助一个蜜蜂群落挺过严冬，抵御危险的捕食者。小入口利于防御，有助于把蜂巢和外部环境隔离。与接近地面的入口相比，位于高高的树上的入口不容易被捕食者发现，不会飞或不会爬树的捕食者只能望树兴叹。如果入口开在巢穴底部而非顶部，那么这或许有助于把对流给群落造成的热量损失降至最低。面向南方的入口提供了一个温暖的、有阳光加热的通道，觅食蜂可以在上面起飞或降落。养蜂人偶尔会把它们的蜂箱对着南方，以帮助蜜蜂在寒冷的天气里飞出来。这一南向性在冬天的几个月特别重要。那时候，蜜蜂会在阳光充足的日子里外出，进行关键的“清洁飞行”，即出去排便。加拿大一位住在艾伯塔（Alberta）的蜜蜂研究者蒂博尔·绍博（Tibor Szabo）比较了生活在面南蜂巢和面北蜂巢里的群落。他发现，那些面南的蜂巢的入口冬天不容易被冰堵住，春天则蜜蜂数量更多。

表3.1 以蜂群占据蜂箱的情况为基础总结出的蜜蜂对其显示或没有显示出偏好的巢址特点

特点	偏好	功能
入口大小	12.5 平方厘米 >75 平方厘米	群落防御和温度调节
入口方向	面南 > 面北	群落温度调节
入口高度	5 米 >1 米	群落防御
入口位置	空洞底部 > 顶部	群落温度调节
入口形状	圆形 = 垂直狭缝	无
空洞容量	10 升 <40 升 >100 升	蜜储存空间和群落温度调节
空洞里的蜂巢	有 > 没有	蜂巢建设中的节约
空洞形状	立方体的 = 长条的	无
空洞干湿度	湿 = 干	蜜蜂可以给一个有漏洞的空洞防水
空洞通风状况	通风良好 = 不畅	蜜蜂可以填堵裂缝和孔洞

注：A＞B，表示更喜欢A而非B；A＝B，表示A、B之间无偏好。

蜂群占据蜂箱的模式也清晰地表明，蜜蜂不喜欢小于10升或大于100升的空洞；它们非常偏爱40升容量的空洞（大小和一个废纸篓差不多），尤其是已经有了蜂房的空洞。关于空洞的容量，蜜蜂面临的主要问题也许是空洞尺寸不够的问题，因为绝大多数树洞太小（不足15升），装不下一个群落过冬所需的蜜。支持这一主张的证据来自一个小实验。该实验是我和我的一个兄弟丹尼尔·H.西利（Daniel H.Seeley）一起做的。丹尼尔在佛蒙特州拥有整整一片山坡。在19世纪初，那片山坡的树曾遭砍伐，但是现在那里栽满了雄伟的糖枫（美洲糖槭）和山毛榉（美国水青冈）树。1976年10月，丹尼尔和我装上伐木工具，从马萨诸塞州的剑桥开车到佛蒙特州的罗克斯伯里（Roxbury），想在那里像印第安人似的过个夏日，找出侦察蜂在勘察巢址的过程中容易碰到哪种大小的空洞。我们在一块0.32公顷（0.8英亩）的区域开展工作，伐倒每一棵直径超过30厘米（12英寸）树，然后把它们锯成长120厘米（4英尺）的段，以便让它们包含的任何空洞都暴露出来。我们剖开39棵树，找到14个有向外且能够让侦察蜂进入的开口的空洞。在这14个树洞里，只有2个（14%）大于15升，分别是32升和39升。

侦察蜂对一个内有旧蜂巢（此前的一个群落建造的，但它没有挺过冬天）的巢址的偏好显而易见，如果一个群落占据一个已经有着一整套蜂巢的巢址，那么它将节省巨大的能量。事实证明，节省的能量相当于一个没有经

验的群落挺过第一个冬天所需的蜜储量的很大一部分。下面的计算将证明这一点。一棵树中的一个典型蜂巢包含10万个蜂室，它们被安排在8个左右的蜂房里。这些蜂房的总面积约为2.5平方米（3平方码）。建造这一令人印象深刻的大厦需要1200克（约2.5磅）蜂蜡。鉴于把糖合成为蜂蜡的重量比仅为0.20，我们可以估算出建造一个典型蜂巢里的蜂房需要6千克糖，因此需要7.5千克（约16磅）蜜。如此数量的蜜相当于一个群落过冬所消费的蜜的1/3。如果把7.5千克蜜储存起来，用作群落过冬食物储备，而非用于蜂房建设，将大大提高一个群落挺过它的第一个冬天的概率。回想起来，我发现，在伊萨卡周边的树洞里新安家的群落中，76%死于它们经历的第一个冬天，并且几乎都死于饥饿。

在巢址的特点中，我查明不存在偏好的特点有入口形状、空洞形状、空洞通风状况、空洞干湿度。蜜蜂可能偏爱密封、干燥的巢穴，但由于群落能够用树脂填堵任何漏风、漏水的裂缝和缝隙，巢址侦察蜂显然不太关注这些特点。相比较而言，群落无法变更巢穴的容量、入口的高度、面对的方向，因此要获得一个符合它对这些特点的需要的巢址，在评估预期的巢址时，侦察蜂就必须密切关注这些特点。占据了我的实验蜂箱的蜂群完全展示出蜂群修缮漏风、潮湿的巢址的能力。我给一些蜂箱的前面和侧面钻了一些直径6毫米（约0.25英寸）的洞，洞与洞之间的间隔为7.5厘米（约3英寸）（图3.7），让它们漏风。至于其他箱子，我给它们的地板上倒了2升（约2夸脱）浸水的锯屑，使其变得潮湿。搬进漏风的蜂箱里的蜂群用树脂堵住了我钻的全部洞，很快使蜂巢不再漏风。同样地，占据潮湿蜂箱的蜂群自发地拖出我倒进里面的浸水的锯屑，很快就使箱内环境变得干燥起来。蜜蜂的整洁给我留下极为深刻的印象。



图3.7 两个蜂箱，被用于检验相对于漏风、壁上有很多洞的巢穴（左），蜜蜂是否偏爱密封性好的巢穴（右）。

免费的蜂蜜

研究蜜蜂之所以如此令人愉快，原因之一在于，原本是出于好奇才进行的研究，结果使我了解到出乎意料的东西，且在其中发现了真正的实用价值。关于这一现象，我的最佳例子是，通过了解亚洲蜜蜂的排便习惯，我帮助缓和了20世纪80年代美国和苏联的紧张关系。这一故事始于20世纪70年代末，当时我已经研究生毕业，非常想去海外旅行，了解生活在亚洲热带地区的不寻常的蜂种，其中包括中华蜜蜂（*Apis cerana*）、小蜜蜂（*Apis flore*）、大蜜蜂（*Apis dorsata*）。在美国国家地理学会的支持下，我的妻子罗宾（Robin）和我对生活在泰国的三个亚洲蜂种的群落防御策略进行了10个月的研究。在泰国东北部辽阔的考艾国家公园（Khao Yai National Park）的原始山林中，我们建立起营地。在那里，人们仍能看到犀鸟在高耸的龙脑香料树之间飞来飞去，嗅到亚洲虎沿着一条小径撒下的尿液的可怕气味，在太阳落山后不久听到白面长臂猿的长啸，当然还可以探究亚洲蜜蜂的生物学。渐渐地，我们了解到，针对大黄蜂、编织蚁、蜂鹰、树鼩、恒河猴、蜜熊，每个蜂种都有一套令人痴迷的、复杂的群落防御策略。这是为了生物学而进行的田野生物学工作，是一对新婚夫妇进行的神奇冒险。虽然如此，我有时候仍然想，就我们发表在科学杂志《生态学专论》（*Ecological Monographs*）上的那21页非常详尽的报告来说，不

知道认真读过它生物学家全世界有没有6位。

然而，数年后，让我感到惊讶的是，我们获得的关于亚洲蜂的知识对一大批国际受众产生了重要意义。1981年，里根当局的国务卿亚历山大·M.黑格（Alexander M. Haig）宣称，苏联正在对老挝和柬埔寨这两个和泰国接壤的国家的共产党政府的反对者发动或教唆发动化学战。如果情况属实，那么就违背了两个武器控制条约，分别是1925年的《日内瓦协议》和1972年的《禁止生物武器公约》。黑格援引的主要证据是一种名为“黄雨”的物质，而所谓的“黄雨”指的是在所谓的遭攻击地区的植被上发现的黄色颗粒。这些黄色颗粒直径小于6毫米（约0.25英寸），包含真菌毒素。然而，我意识到，被美国官员称作黄雨的黄色颗粒和我称作蜜蜂屎的黄色颗粒非常相似，它们在大小、形状和颜色上都一样。进一步的工作显示，这两种东西都包含蜜蜂毛，都充满花粉粒，花粉粒里的蛋白质已经被消化了。最后，我得以非常明确地帮助哈佛分子遗传学教授、化学和生物武器专家马修·梅塞尔森（Matthew Meselson）证明，黄雨实际上是蜜蜂屎，不是化学武器。一个爱打趣的人说，我们揭露了“克格勃”的工作。1984年，就在黄雨被证明是蜜蜂屎之后不久，美国国务院的官员就不再虚张声势，停止指控苏联人违反了那两个化学和生物武器控制条约。

就纯粹出于兴趣的研究能够令人意想不到地产生有用的知识而言，黄雨的故事是一个突出的例子。但是，它也并非过于不寻常，因为基础研究往往能产生现实的利益。就追逐个人好奇心却从实际结果中获得出人意料的奖励而言，我最初的感受出自我和莫尔斯“大夫”对蜂群巢址偏好的研究。1976年夏天，我们在汤普金斯县的100多个地点设置了蜂箱组，捕获了60多个蜂群。鉴于我们在诱捕蜜蜂上的成功率很高，莫尔斯意识到，我们应该把我们在蜜蜂巢址偏好上的发现转化成对养蜂人的建议，指导他们制作和摆放诱饵蜂箱，以捕获野生蜂群。我们准备了一个简单的设计图（图3.8），还有一套放置诱饵蜂箱的指导意见，例如最佳位置为距离地面约5米（15英尺），高度可见但完全遮阴，朝南。我们把这些东西发表在养蜂杂志《蜂文化集锦》（*Gleanings in Bee Culture*）上，还打了个康奈尔大学合作推广公告。养蜂人对此反响热烈。在此之前，如果养蜂人想捕捉野生蜂群，必须依赖他人告知哪里有一群分群的蜜蜂群落，然后必须匆忙把蜂群放进蜂箱，以防蜜蜂选好了巢址并飞去那里。有了诱饵蜂箱，养蜂人可以毫不费力地收集蜂群。

近年来，其他蜜蜂科学家已经设计出由强化木浆制成的诱饵蜂箱，更便宜、轻便、结实，还发明了气味诱饵，能从一个小聚乙烯瓶里缓慢地散发一种1:1:1的化学物质混合物（柠檬醛：香叶醇：橙花醇＋香叶酸）。这些气味诱饵模仿侦察蜂从其嗅觉器官中释放、用来标志一个理想巢址的吸引信息素（将在第八章中进一步讨论）。贾斯廷·施密特（Justin Schmidt）

在亚利桑那州图森的美国农业部蜜蜂研究中心做的实验已经证明，有气味诱饵的诱饵蜂箱吸引蜂群的概率是没有气味诱饵的诱饵蜂箱的五倍，而这可能是因为人造的吸引信息素使诱饵蜂箱更有可能被侦察蜂发现，但同时也可能是因为让它更具吸引力。木浆诱饵蜂箱（有时候被称作“蜂群陷阱”）和蜂群气味诱饵现在已经实现商业生产，出售养蜂装备的公司有售。每到夏天，我都要设置六个诱饵蜂箱，部分是因为我的研究总是要用上一些蜜蜂群落，但主要是因为我乐于获得免费的蜜蜂。

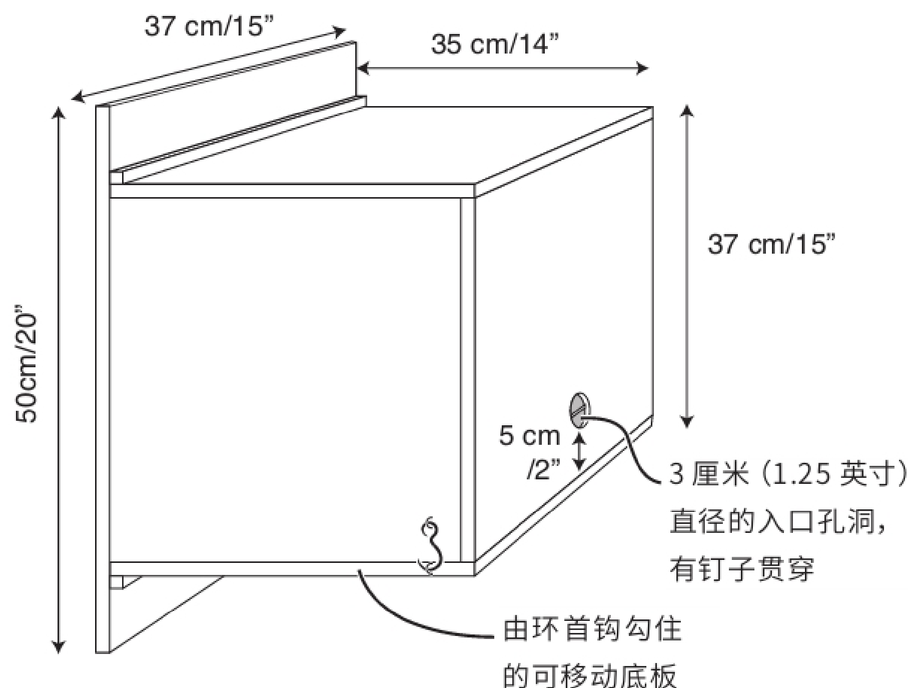


图3.8 基于蜜蜂巢址偏好设计的诱饵蜂箱。

特点评估

也许所有的房主都想知道，当地的纳税评估员怎样把房屋地皮大小、房屋地皮上的住房占地面积、房屋中的卧室和浴室的数量等信息综合起来，从而评估一处房产的价值。1974年8月，当我观察几只侦察蜂审查一个候选居所时，我开始想知道它们是不是也在干同样的事情。这件事发生在我去哈佛读研之前的那个夏天。我当时正在康奈尔的戴斯实验室愉快地为莫尔

斯“大夫”工作，但我有些担心我选择的博士论文方向，即：在蜜蜂选择其家园的问题上深化马丁·林道尔的工作。在20年的时间里，无人处理过林道尔的研究提出的诸多问题，更别说解决它们了。很显然，这里有个绝佳的机会，但我能成功地利用它吗？为查看一下我能做什么，我决定只是瞪大眼睛，观察一个群落怎样经历其民主决策过程。在为“大夫”工作时，我已经懂得了怎样制造一个人工蜂群，就是把一个群落（蜂后和工蜂）摇晃进一个笼子里，让它们无家可归，然后大方地给它们喂糖浆，让它们像自然的蜂群蜜蜂那样填饱肚子。于是，我准备了一个蜂群，把它们安置在了爱丽丝山谷我父母房子的后面（可参看图1.6）。我还用废胶合板做出一个蜂巢，把它钉在150米（500英尺）之外的一棵白松树上，希望蜂群的侦察蜂发现它，选择它作为它们的新家。我把它钉在和我的眼齐平的地方，以便于我观察任何可能光顾它的侦察蜂。

一个周末的时间里，我一直在观察这个蜂群。事实证明，这个周末成了我人生中的一个里程碑。那个蜂群的侦察蜂很快就开始用它们的舞蹈，公布出几个候选巢址。没过多久，一只侦察蜂就以引人注目的热情跳舞，公布了一个位于附近且在北面的位置，也就是我的蜂箱！这只蜜蜂的活泼舞蹈很快就把一小群蜜蜂引到那个蜂箱。回到蜂巢，我给为我的蜂箱跳舞的几只蜜蜂的胸部和腹部涂上漆点，不同的蜂颜色组合不同。这一简单的花招把这些蜜蜂从单纯的意大利蜜蜂改造成了我的老相识，它们引发出我极大的兴趣。在那个蜂群边，我看到一只侦察蜂会跳一段有力的舞蹈，和另外一只做着敏捷的触须动作的蜜蜂接触，乞讨一滴蜜，也许是想去掉一个令人讨厌的漆点，然后飞走了20分钟至30分钟。等它回来时，它也许会再次跳舞，但也许只是安静地待在蜂群里。在巢箱边，我看到我做过记号的蜜蜂会落下来，急急忙忙跑进入口，在里面待一分钟左右，又急急忙忙跑回来。然后，它们要么绕着入口爬一会儿，接着突然又爬进去，要么绕着蜂箱慢慢盘旋，通常对着蜂箱，或在距离蜂箱几英寸的范围内移动，显然是在对蜂箱进行详细的视觉检查（图3.9）。我以前从没见过一只蜜蜂有如此持续的收集信息的意图。我完全被吸引住了。我对论文主题选择的担忧也基本上已经彻底消失，因为我相信我能够查明侦察蜂怎样调查巢址。



图3.9 考察一个蜂箱的正面的侦察蜂。

在第二个夏天，1975年6月，我开始仔细研究巢址侦察蜂的调查行为。自5月初以来，我一直在伊萨卡周边树林茂密的乡间寻找蜜蜂树，描述自然的蜂巢。但是，为仔细研究，我不得不离开那里，转到一个基本上没有自然蜂巢的地方，也就是阿普尔多尔岛（图3.10）。这是一个多岩石、多风的岛屿，长不到900米（半英里），在缅因州南部海岸10千米（约6英里）外的大西洋中。康奈尔大学和新罕布什尔大学的浅滩海洋实验室就设在那里。我之所以被吸引到阿普尔多尔，是因为那里没有常住蜜蜂，也没有大树。作为替代，那里住着大约1000对繁殖期的银鸥（herring gulls）和大黑背鸥（black-backed gulls）。此外，实验室被一丛丛高达3米（约10英尺）的毒葛植物覆盖着，上面还长着一团团黑莓荆棘和被风吹得东倒西歪的樱桃灌木。它们都受到了海鸥粪的滋养。我认为，如果我把一个蜂群带到这个灌木丛生的岛上，那么蜜蜂就不得不把它们的巢址搜寻集中在我提供的人造巢址上。如果是这样，我就能观测它们在受控条件下的行为，了解它们如何评估一个可能的居所。





图3.10 上图，缅因州的阿普尔多尔岛位于前景中，位于背景中的是浅滩群岛的另外八座岛屿。下图，一个雾蒙蒙的早晨，阿普尔多尔岛上的岩石、灌木植被、海鸥。

我在阿普尔多尔岛的第一个目标是详细描述调查巢址的侦察蜂的行为。我希望这些观察能够总结出侦察蜂如何评估那些关键的巢址特点。尤其重要的是，要能够观察处于一个潜在巢址里面的侦察蜂，以便了解它们怎样衡量空洞容量、入口距离空洞地板高度之类的东西。为此，我建造了一个不透光的小屋，把一个方形的蜂箱挂在它的一堵墙上（图3.11）。蜂箱位于一个覆盖着红色滤光镜（蜜蜂看不到红光）的窗户的外面，因此我能够看到蜂箱里面，而不打扰侦察蜂。蜂箱的内表面有一个网格坐标系，使我能够记录一个处在空洞里的侦察蜂考察过哪里。我在岛的一侧搭起小屋，然后把一小群蜜蜂（大约2000只）放在了岛的中央。我已经用一种颜色代码给那些蜜蜂涂上漆点，以便分辨它们。然后，我退到了那个小屋，等着那些侦察蜂。

第一次尝试这么做时，我整整一上午都在小屋里等着，结果没等来一只侦察蜂。这出乎我的预料，也让我感到沮丧。当我在中午时分返回蜂群时，情绪更加低落，因为我看到几只侦察蜂正在表演持续时间很长的舞蹈，指

示的位置完全偏离了我的小屋。胡扯！那些蜜蜂怎么可能还会发现别的什么呢？我仔细测量着蜜蜂的舞蹈所指示位置的方向和距离，把它标注在我的地形图上。此时我的情绪更加低落了，因为蜜蜂的舞蹈明白无误地指向岛南岸上两个捕捉龙虾的渔夫之一的小屋。具体说来，就是罗德尼·沙利文（Rodney Sullivan）的小屋（图3.12）。几天前，我刚抵达阿普尔多尔岛，一直在适应新环境。有人告诉我，最好离渔夫的私人财产远点儿，尤其是罗德尼的地方，因为他珍视自己的隐居处，还在前门后面各放了一支装弹的猎枪。我该怎么做呢？我向实验室主任约翰·M.金斯伯里（John M. Kingsbury）教授寻求建议，他友好地和我一起前往罗德尼的小屋，要把我介绍给罗德尼。我们坐船去的，好让罗德尼能够看到我们过来，正在从前面（水域）靠近，而我的蜜蜂正在从后面（陆地）发动攻击。他听见我们的船在靠近，就从他家门廊出来，让我们上岸。在我们登上岩石到达他家后，他告诉我们，他碰到了一件麻烦事，数百只蜜蜂正在他壁炉的烟囱里嗡嗡！“以前见都没见过！难道是最近刮大风把它们吹到了这儿？”我没有回答这个问题，但答应提供帮助。罗德尼在炉子里生火，要用烟把蜜蜂赶出去。我则爬上他陡峭的屋顶（上面有未干的海鸥粪所以有些滑），用窗纱蒙住了他的烟囱的烟道，杜绝了将来蜜蜂进去的可能性。罗德尼很高兴，我舒了一口气。



图3.11 蜂箱的内部，旨在当侦察蜂调查一个潜在的巢址时观察它们。蜂箱被安装在一座不透光小屋一侧一个安装着红色滤光镜的窗户的外面。由于蜜蜂看不到红光，因此可以在不打扰它们的情况下观察它们，记录它们的运动（以标着数字的方格为参照）。



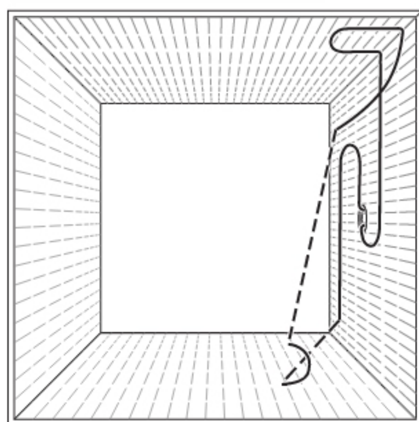
图3.12 捕龙虾渔夫罗德尼·沙利文的岛上小屋。搭在屋顶上的梯子显示了作者是如何抵达烟囱，用窗纱挡住蜜蜂的。

我的蜂群的侦察蜂再也不用为罗德尼的房子分心了，很快就开始出现在我的观察蜂箱那里，并且进行着它们惊人的调查行为。我发现，一只侦察蜂需要13分钟至56分钟（平均37分钟）来调查一个可能的巢址。它完成调查需要到空洞里面去10~30次，每次一般持续不到1分钟。然后，它在外面待同样长的时间，检查巢址的外观。在第一次调查期间，侦察蜂一直在空洞里进进出出。我将其称作发现调查。在发现调查之后，侦察蜂返回蜂群。如果巢址不错，它就跳一段摇摆舞，广而告之。接下来，它一般会多次前往巢址探访，间隔时间大约为半个小时。但是，这些探访一般仅持续10分钟到20分钟（平均13分钟），并且不涉及太多的进出活动。

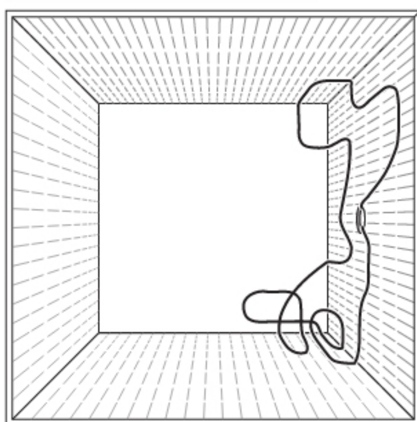
当一只侦察蜂在空洞里进行探索调查时，会把大部分时间（约75%）用在沿着内部表面行走上。在这种迅速移动的过程中，它会停下来休息，清洁自己，从气味器官中释放吸引信息素，进行短暂的跳跃飞行。在黑暗的空洞内部尝试飞行有些奇怪，然而蜜蜂会进行这些持续不到1秒的短暂飞行，从空洞的墙上、地板上、天花板上的一个点移到另一个点。侦察蜂运动的一个几何模式是，在发现调查的早期，当它们在里面时，通常会在入口附近行走，但到了后来，它们会深入空洞最深的地方（图3.13）。个体侦察蜂行走路径的三维重建显示，当调查结束时，它已经在空洞里面行走了60米（约200英尺）或者更多，覆盖了空洞的整个内部表面。

1975年，我在阿普尔多尔岛待了4个星期，离开时没有解决侦察蜂如何评估候选巢址的谜团。然而，我觉得我已经取得了令人满意的进展。我已经学会如何在这座近海岛上和蜜蜂一道工作。那里强劲的风和持续不断的雾有时候会妨碍我的工作，但那里咸味的空气、在岩石岸边裂开的浪和海鸥的鸣叫也总是振奋人心。我已经发现，在考察一个潜在的居所时，侦察蜂会如何表现。事实证明，在为将来在阿普尔多尔岛开展实验工作制订计划的过程中，了解这种行为的价值无法估量。当我在1976年7月重返那座岛屿时，我把注意力集中在解决侦察蜂如何测量潜在巢穴的大小这一谜团上。与蜜蜂的大小相比，巢穴可谓庞大无比。对一个群落的长期生存而言，空洞容量也许是最为关键的巢址特点，因为任何占据了容量10升或更小的空洞的群落都无法储存足够的过冬食物。于是，我怀疑蜜蜂已经进化出一种精确测量空洞容量的方式。

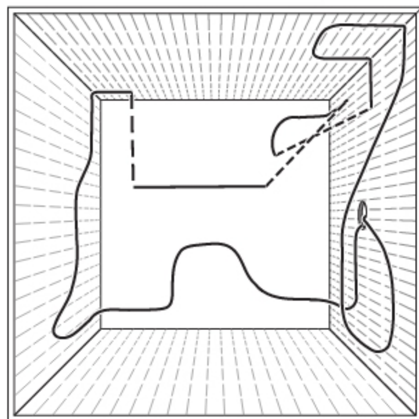
第 1 次进入



第 8 次进入



第 17 次进入



第 25 次进入

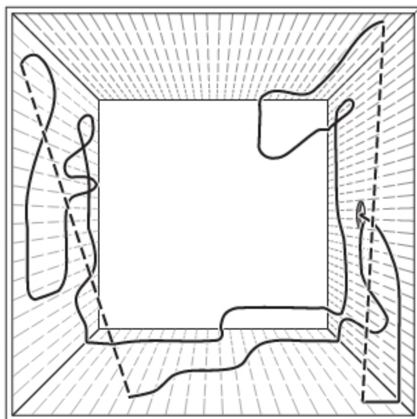


图3.13 在侦察蜂最初对观察蜂箱的调查中，总共去过25次。上图是对其中4次它的行动轨迹的描摹，揭示了侦察蜂调查潜在巢穴的方法。实线表示的是它行走的路径，虚线表示的是它飞行的路径。

侦察蜂怎样测量一个空洞的容量呢？它在最初的一次调查中进行的大量行走可以为一种估计提供基础，但有假说认为，它们只是进去随便看看。我首先用一些蜂箱做实验。这些蜂箱有个特点，就是我可以改变它们的内部亮度（改变从入口射进的光的量）和可供蜜蜂行走的表面积（用氟纶涂抹内部表面，制造一种光滑的表面，使蜜蜂无法在上面行走。氟纶是一种特氟纶类型的物质）（图3.14）。我发现，为了测量空洞的容量，侦察蜂要么需要大于0.5勒克斯的内部亮度（相当于一轮满月提供的亮度），要么需要内部表面可以自由穿行。一个典型的树洞里的状况是怎样的呢？侦察蜂肯定能轻松地穿越树洞的内壁。为测量侦察蜂勘察的那类空洞内的亮度，我以我对自然蜂巢的测量为基础，制作出一个模型。它有一系列开口，我可以通过它们把一个光度计插进去。我发现，除了一些阳光照进去的入口附近，内部亮度小于0.5勒克斯。很显然，在自然界中，侦察蜂主要依靠在一个候选蜂巢内行走，以测量其容量。

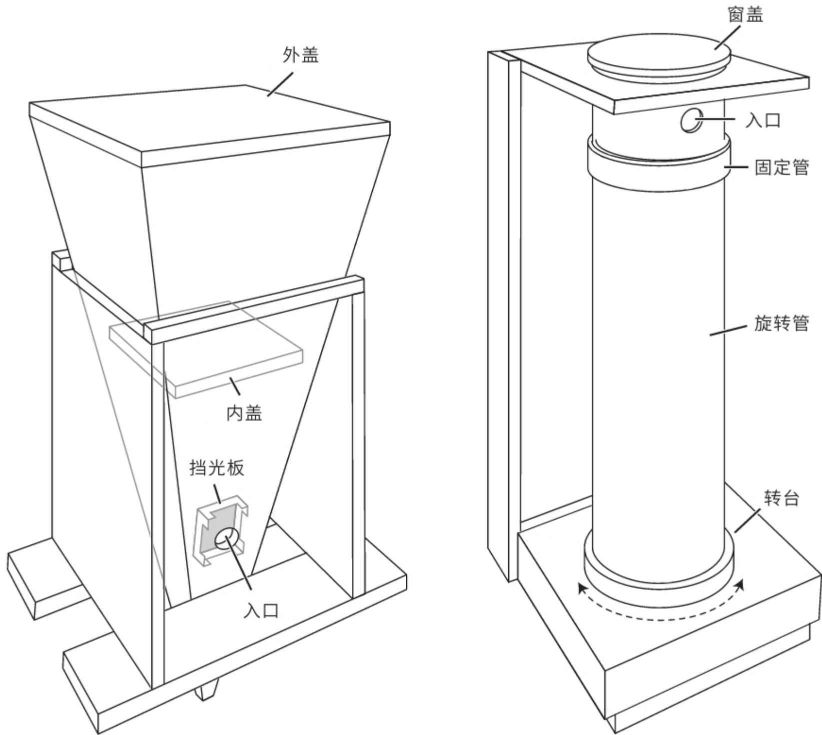


图3.14 用于检验侦察蜂如何测量空洞容量的实验装置。左图中装置的空洞容量可以在5升（里面的盖子落下）和25升（里面的盖子抬高）之间变动。挡光板可以用来改变通过入口进入的光的量，以检验侦察蜂是否不主要依赖视觉，就能测量空洞的大小。涂抹内壁表面可以改变蜂箱内可通行表面积的距离，以评估行走的重要性。右图圆柱空洞的内壁可以旋转，以增加或减少侦察蜂巡行空洞必须行走的距离。

为了比较直接地验证这一假说，我开始调节在一个空洞内从一个点到另一个点所需的距离，试图改变侦察蜂对空洞容量的感知。为做到这一点，我发明出一种蜜蜂踏车。那是一个圆柱形的蜂箱，被垂直安装在一个转台上，使我可以在里面有侦察蜂时，顺利地转动蜂箱（图3.14）。依靠顶部的一扇窗，我可以看到里面的蜜蜂所走的路径。然后，我可以根据我是想增加还是减少它完成一次水平巡查所需的距离，来转动箱壁。因此，如果一只侦察蜂通过入口进来，我顺着它行走的方向转动，那么它就会被带动起来，很快就发现自己回到了入口附近。但是，如果我反方向转动箱壁，那么它需要行走的距离就要长得多，很久才会绕回到入口。整个装置被安装在我避光的小屋里，有一条不长的隧道把蜂箱的入口和小屋墙上的一个开口连接起来。进入蜂箱的唯一的光从入口射入，并且这个光点很有可能为里面的每只侦察蜂提供了一个视觉参照点，既便于它找到出去的路，也便于它监测它在巡视蜂箱的过程中取得的进展。

这一实验蜂箱的容量是14升，介于不可接受的小洞和大小适当的洞之间。如果行走有助于感知容量，那么第一只发现蜂箱的侦察蜂会根据它实际行走的距离大于或小于它在一个正常的14升空洞里行走的距离，发现与真实的容量相比，它更有吸引力还是更无吸引力。要想验证第一只侦察蜂对蜂箱的评估，可以看它邀来参观蜂箱的其他侦察蜂的数量。如果它觉得蜂箱大小合适，那么它邀请的侦察蜂的数量要多于如果它觉得不合适而邀请的侦察蜂的数量。这正是我在四次实验中观察到的情况。当一只侦察蜂行走的距离长时，它在90分钟内邀请来7只或9只侦察蜂。当它走的距离短时，它在90分钟内要么一只也没邀请来，要么仅邀请来一只。因此，似乎显而易见的是，侦察蜂对空洞容量的评估和它巡行一周必须行走的距离成正比。一步是一个测量单位。

奈杰尔·R. 弗兰克斯（Nigel R. Franks）和安娜·多恩豪斯（Anna Dornhaus）分别是英国布里斯托大学和美国亚利桑那大学的生物学家。他们最近提出一个关于侦察蜂推断洞内大小的简单方法。通过这个方法，侦察蜂可以利用它在空洞里行走或飞行中所采集的信息，判断空洞的宽敞度。他们指出，物理学家早就知道，对任何开阔空间来说，以各种方向跨越那个空间画出的从墙到墙的线的平均自由程长度（MFPL）等于其空间容量（V）的四倍除以内部表面积（A），即：MFPL＝4V/A。因此，容量

与平均自由程长度乘以内部表面积的积成正比，即V＝（MFPL×A）/4。侦察蜂所进行的大量行走有可能是一种估计空洞内部表面积的方式。同样有可能的是，侦察蜂的短暂跳跃飞行（我曾经报告过，但没有把它和容量估计过程联系起来）是一种摸清它们要飞行多远才会撞到墙的方式，即一种估计平均自由程长度的方式。如果两种可能最终都是正确的，那么要确定一个空洞足够宽敞，侦察蜂也许只要确定，空洞内部表面积和平均自由程相加得出的和是适当的。我的旋转墙蜂箱实验得出的结果无疑和这种假说是一致的。迫使一只蜜蜂只有走得更远才能返回入口（从而增加了蜜蜂对内部表面积的估计？）导致侦察蜂错误地做出一种比蜂箱实际容量大的估计。为检验上面的想法，弗兰克斯和多恩豪斯提出了一个巧妙的实验方案。该实验需要给蜂箱的内部挂一块刚硬的幕布，盖住大片区域，并且给幕布涂上氟纶，使侦察蜂不能在上面行走。这块幕布会缩短在蜂箱内飞行的平均自由程，但要么不会改变蜂箱容量，要么不会改变蜂箱可行走表面面积。接下来，你就能看到，蜜蜂的行为可以看出它是否就蜂箱的大小做出了错误判断。我希望他们不久就会做这样的检验，并希望实验会为已经提出的概测法提供支撑，因为我觉得这是一种极好的解决难题的方法。

第四章 侦察蜂的讨论

民主的经验就像生活自身的经验，因为它一直在变化，

其种类是无限的，有时候纷纷扰扰，

并且所有更有价值的东西都要经受逆境的检验。

——吉米·卡特（Jimmy Carter），向印度议会发表的演讲，1978年

当一个蜜蜂群落选择其未来家园时，它们实行了被称作直接民主的民主形式。在直接民主中，一个群体里的所有个体都会亲自参与决策过程，而非通过代表投票。因此，一个蜂群的集体决策过程类似于美国新英格兰地区的市镇会议。在这种市镇会议中，对当地事务感兴趣的登记选民在面对面的、通常一年一次的集会中相遇，讨论地方自治事项，就它们进行投票，实施对他们的社区有约束力的决定。当然，在蜂群和市镇会议之间，直接民主的运作还是有差异的。举个例子，一个蜂群中的侦察蜂拥有共同的利益（例如，它们都想选择最佳的、可获得的巢址），它们通过建立共识做出决定。然而，市镇会议中的人们往往有利益冲突（例如，有些人想帮助镇图书馆募集资金，有些人不想），他们通过多数投票规则来做出决定，每个人都有一票，所有的票分量相同，获得多数票的选项胜出。蜂群和市镇会议的另外一个基本差异是，与参加市镇会议的公民不同，蜂群里的侦察蜂无法监督蜂群讨论中的每次交流，因而无法了解讨论的概要。作为替代，蜜蜂只能观察它周围的蜂群邻居的行动并做出反应，因而只能在没有完全掌握在它的同伴中传播的信息的情况下行动。

虽然蜂群和市镇会议之间的这些差异（共同利益和彼此冲突的利益，局部信息和全面信息）是真实的，但它们并没有遮蔽蜜蜂的直接民主和人类的直接民主之间几个极为重要的相似点。首先，在这种集体决策的昆虫形式和人类形式中，每个关于未来的行动方针都反映了数百个个体的贡献，并且这些贡献是自由给予的，有着同等的分量。换句话说，对团体行动的控制是在其众多成员中分配的，而非集中在少数领导者手中。其次，由于数百个个体都是完全的参与者，团体可以同时从多个来源获得并处理信息，即使那些来源分布广泛。举个例子，不妨思考一下每个决策过程的第一阶段，这里的重要挑战是识别可用的选项。在提供众多替代选项上，依靠众多的个体检查一个问题并呈递可能的解决方案，蜂群或市镇会议都比单个的蜜蜂或单个的人的能力更强。选项范围越广，它包含最佳选项的可能性就越大。再次，并且也是最有趣的，无论是在蜂群还是在市镇会议中，团体选择其未来行动方针的方式都是在被提出的选项间开展一场公开的竞

争。个体提出一个可能的前进道路，每个听众对提议进行独立的评估，决定是否接受它，那些接受此提议的个体也许会宣布自己对它的支持。这些支持通常还会吸引更多的支持。提议越好，其吸引的支持者越多，越有可能获得足够广泛的支持，从而成为团体的选择。

就寻家蜜蜂的情况而言，不同提议支持者之间的竞争往往是激烈的。有几只侦察蜂热烈支持一个可爱的树洞，而就在蜂簇表面，隔了几个蜜蜂，另外一些侦察蜂则热烈地宣传第二、第三甚至第四个优良的居所。（在下一章中，我们将考察哪些蜜蜂从事了巢址侦察的“职业”，是什么激励这些蜜蜂涉足这一危险的工作。概括地说，巢址侦察蜂是一些年长的蜜蜂。它们曾是普通的觅食者，但当它们感觉到它们的群落准备分群，再也不需要额外的食物时，就不再从事这一工作。）但是，它一直是一种“友好的”竞争。侦察蜂在何为理想居所上的意见是一致的，它们为了选择最佳的可利用居所的目标而团结了起来，以完全的诚实共享信息，最后就新居所达成了完全一致的意见。我们可以从蜜蜂那里学到的一个有价值的教训是，就以分散在一个团体的个体中的众多信息为基础做决定的问题而言，举行一场公开、公正的竞争是一个聪明的解决办法。

林道尔的蜂群

1951年至1952年，马丁·林道尔获得卡尔·冯·弗里施的许可，得以使用慕尼黑大学动物学研究所后面的花园里放的蜂箱中的所有蜂群进行研究。在此期间，林道尔发现，蜂群蜜蜂利用讨论来汇总分散的信息。这样一来，林道尔终于能够详细研究曾在1949年春天引发其好奇心的东西，即：在一个蜂群表面上跳舞的脏脏的蜜蜂（图4.1）。研究所的蜜蜂群落做出了它们的贡献，在5月、6月、7月三个月里给林道尔提供了17个蜂群。很多蜂群飞过街道，飞到植物园，降落在那里的各种物体上。林道尔非常动人地根据其露营地给每个蜂群进行命名，例如1951年5月18日的椴树蜂群、1951年7月9日的山楂树蜂群、1952年6月22日的阳台蜂群等。他的直接目标是判断在一个蜂群上跳舞的蜜蜂是不是巢址侦察蜂，但他的终极目标是搞清楚蜂群怎样找到其新居所。林道尔知道，要调查动物行为，首先要经历一个“观察和惊奇”的阶段。在此期间，如果你耐心地进行广泛观察，就可能获得意想不到的结果。于是，从黎明到黄昏，林道尔不停地观察在每个聚集的蜂群的表面跳摇摆舞的蜜蜂。他还知道他想让他的跳舞蜜蜂成为可识别的个体，从而开始进入蜂群中的蜜蜂的世界，于是就给每只跳舞的蜜蜂的背上涂了彩色的漆点。20世纪第一个十年，卡尔·冯·弗里施设计过一种标记方案，使人们能够仅仅使用5种油漆颜色，就能从1到599给蜜蜂编号。林道尔决定采用这一系统，巧妙地用一把小漆刷，给每只跳舞的蜜蜂的胸部涂上1～4个小虫胶油漆点。



图4.1 在一个蜂群表面表演摇摆舞的侦察蜂。

林道尔记录蜂群上的舞蹈的工作刚开始非常容易，因为没几只蜜蜂跳舞，并且它们的舞蹈表演时断时续。因此，林道尔刚开始能够在他的笔记本中记录每一次跳舞的时间、舞者的身份、舞者用它的舞蹈宣传的位置。然而，过了不久，他记录蜜蜂舞蹈活动的任务就变得困难到几乎做不下去，因为他经常碰到十多只蜜蜂同时在蜂群上跳舞。

为应对跳舞的蜜蜂这一令人不知所措的展示，他变得更有选择性地记录。只有在看到新的（尚未标记的）跳舞蜜蜂以及它的舞蹈指示的位置时，他才记录下来。一个人一连几个小时甚至数天地观察、标记、记录跳舞的蜂群蜜蜂，虽然令人筋疲力尽，但启发性也很大。在第一章中，我们看到林道尔如何检验他的预感，即：在蜂群上跳舞的蜜蜂是巢址侦察蜂，它们在宣传潜在的巢穴。林道尔发现，在一个蜂群飞往其新居所之前不久被侦察蜂全体一致指示的地点与它们新居所的地点一致。林道尔还有一个甚至更加奇妙的发现，即：蜂群的侦察蜂就选择它们的新家进行了热烈的讨论。

图4.2显示的是一个蜂群进行讨论的例子。这次讨论是在艾克蜂群中举行的。这个蜂群于1951年6月26日下午1点35分离开了它的母巢，很快就落在一棵女贞灌木上，然后在上面挂了将近4天，而它的侦察蜂四处飞，要选择一个居所。第一天，林道尔仅观察并标记下两个跳舞的侦察蜂，时间是下午1点35分到3点之间。一只侦察蜂报告了一个向北约1500米的居

所，而另一只报告了东南方向300米外的第二个居所。到了下午3点，天空堆满黑压压的雨云，空气已经变凉了，于是侦察蜂停止了那天的勘察。第二天，侦察蜂仍不活跃，直到上午后半晌，积云散开，露出明媚的阳光。图4.2显示，林道尔在中午和下午5点之间标记了11个新舞者，其中3个宣传过北面1500米外的那个地点，另外2个宣传东南300米外的那个地点，剩下的6个指向另外6个方向和距离各异的地点。很显然，在第二天的讨论中，跳舞的蜜蜂之间没有达成一致。第三天，雨下得最大，林道尔仅记录下两个新舞者，并且都是在上午后半晌出现了。一个主张北面的那个地点，从而加强了这个地点在舞者之间的微弱的领先（截至目前，共有5只蜜蜂同意），另外一个报告了一个在西南方约400米外的新地点。

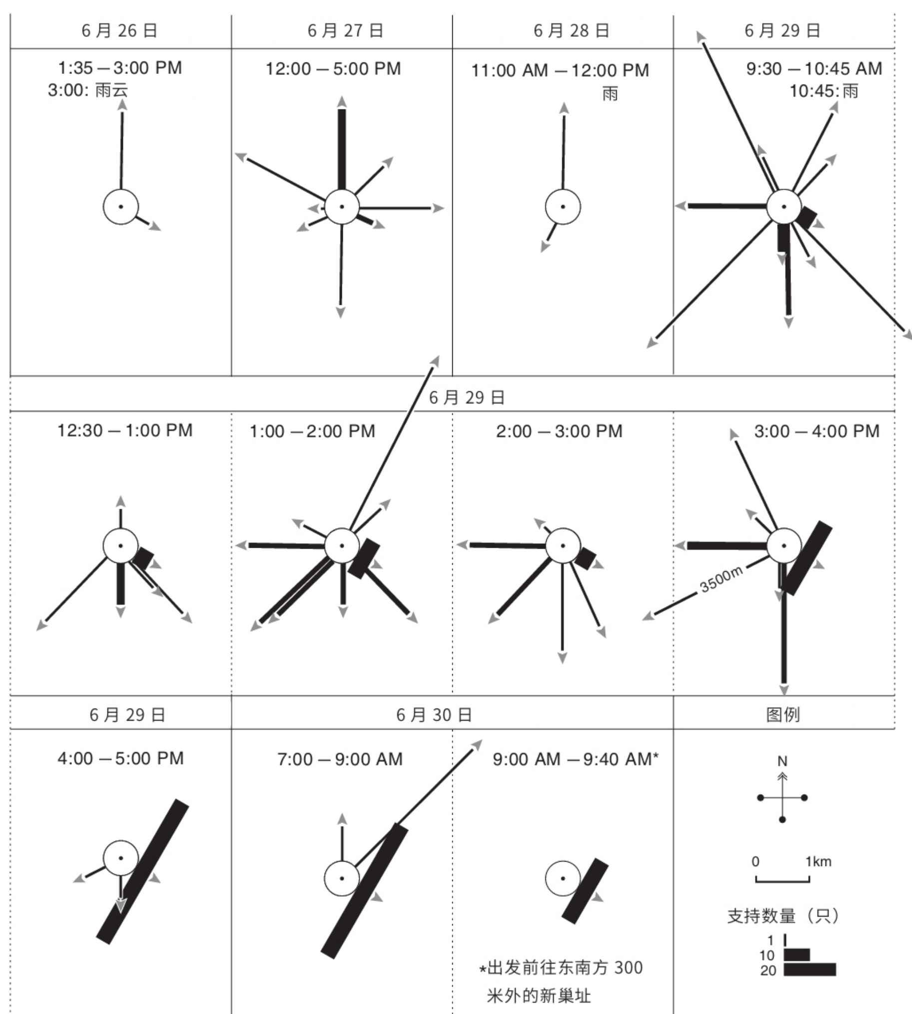


图4.2 侦察蜂在艾克蜂群上的舞蹈，林道尔于1951年6月观察所得。每个箭头按照比例表示一只跳舞的蜜蜂指示的地点的方向和距离。每个箭头的宽度显示了在指示的时间段内支持某个巢址的新舞者的数量。

第四天，天空晴朗，空气温暖，蜜蜂变得活跃起来。又有20多个新地点被报告，但出人意料的是，向北1500米的那个地点没有获得新的舞者的支持。林道尔觉得，它可能是一个洞顶漏雨的空洞，以致其作为一个巢址失去了吸引力。这20多个新地点的大多数仅被一个舞者宣布过一次，因此在蜜蜂的讨论中不是严肃的提议，但有几个地点的确引起了多只蜜蜂的注

意，结果成了重要的选项。举个例子，在上午9点半和下午4点之间，9只蜜蜂宣传过一个位于西方1500米处的地点。然而，蜂群对这个地点的兴趣并没有持续多久。从下午4点到5点，林道尔再也没有记录到认可西面那个地点的新蜜蜂。蜜蜂一整天都感兴趣的地点，只有那个位于东南方300米处的地点，林道尔每个小时都能在蜂群上给认可这个地点的新舞者涂上漆点。图4.2显示，林道尔记录的认可那个东南方的地点的新舞者的比例整天都在稳步增加，并且到了下午4点，这个地点保持了绝对的领先。但是，直到下午4点和5点之间，跳舞活动进入最后一小时，认可那个东南方向的地点的侦察蜂的数量才绝对压倒支持其他地点的侦察蜂的数量，共有61个新舞者宣传那个东南方向的地点，宣传其他地点的新舞者仅有2个。第二天上午，情况依旧，85个新舞者中有83个支持那个东南方向的地点。最后，在6月30日上午9点40分，这个蜂群起飞了。它们向东南方向飞出300米，在一栋被炸弹炸毁的建筑的墙里安下家来。

林道尔报告的艾克蜂群的整体模式是：刚开始，有新舞者出现在蜂群上，指示出各种可能的巢址；接下来，新舞者逐渐集中在一个巢址上；最后，蜂群飞往中意的巢址所在的方向。事实证明，这一模式是他观察的17个蜂群的典型模式。当然，林道尔有时候会碰到一个蜂群，它的讨论过程进行得不太顺利。举个例子，侦察蜂会发现两个巢址，它们在大约同一时间引发强烈的舞蹈。在此情况下，两个巢址都会获得大量新舞者的支持，因而支持它们的新舞者将在接下来很长一段时间内继续出现在蜂群中。毋庸置疑，这使跳舞的蜜蜂达成一致变得极其困难。

图4.3显示的例子是当一个蜂群的侦察蜂形成了两个力量相当的团体时，讨论是如何被拖长的。普罗皮拉恩蜂群的传奇始于1952年6月11日，它在下午2点14分离开了母巢。在下午剩余时间里，侦察蜂发现并报告出11个巢址，其中一个巢址吸引了数量最多的舞者。我们看到林道尔标记了15只为东北方向900米外的一个巢址跳舞的蜜蜂，但为其他10个巢址跳舞的蜜蜂总共只有14个。因此，刚开始的时候，在不到3个小时的讨论中，这个蜂群里的侦察蜂看样子已经接近于达成一致。然而，第二天上午，另外一个坚定的舞者团体突然出现，每个成员都在宣传西南方向1400米外的一个巢址。林道尔报告说：“它们的舞蹈同样鲜明且持续。对观察者来说，目睹这两个舞蹈团体的拉锯战拖了两天依然不分胜负，实在是一个令人十分紧张的任务。”第二天整整一天，支持东北方向的巢址和支持西南方向的巢址的新舞者大体相当，直到第三天（6月13日）上午后半晌，这种平衡才开始破裂。出于某种原因，为西南方向的巢址跳舞的力量被稍微削弱了一些，被标记的为这个巢址跳舞的新舞者越来越少，下午为东北方向巢址跳舞的新舞者远远超过为西南方向跳舞的新舞者，先是25：9（中午1点到下午2点），然后是41：7（下午2点到4点），最后是34：0（下午4点到5点）。我们看到，到第三天结束时，一致最终达成，但可惜的是，天色已

晚，蜂群已经无法飞往它的新家。（蜂群很少在下午5点后飞行，也许是为了避免在缺乏长期日照的情况下飞行的危险。一个蜂群的蜂后也许需要紧急落下来休息，并且这种情况会让已经升空一个多小时的蜂群中的工蜂停止集团飞行，确定它们失踪的蜂后的位置，重新集合在它的周围。）由于延误了决策，普罗皮拉恩蜂群被迫待到了第二天，结果这一天天气阴冷、细雨纷纷。于是，直到6月15日下午，在蜂群离开它的母巢整整四天后，那些蜜蜂才终于飞往它们位于东北方向的新居所。

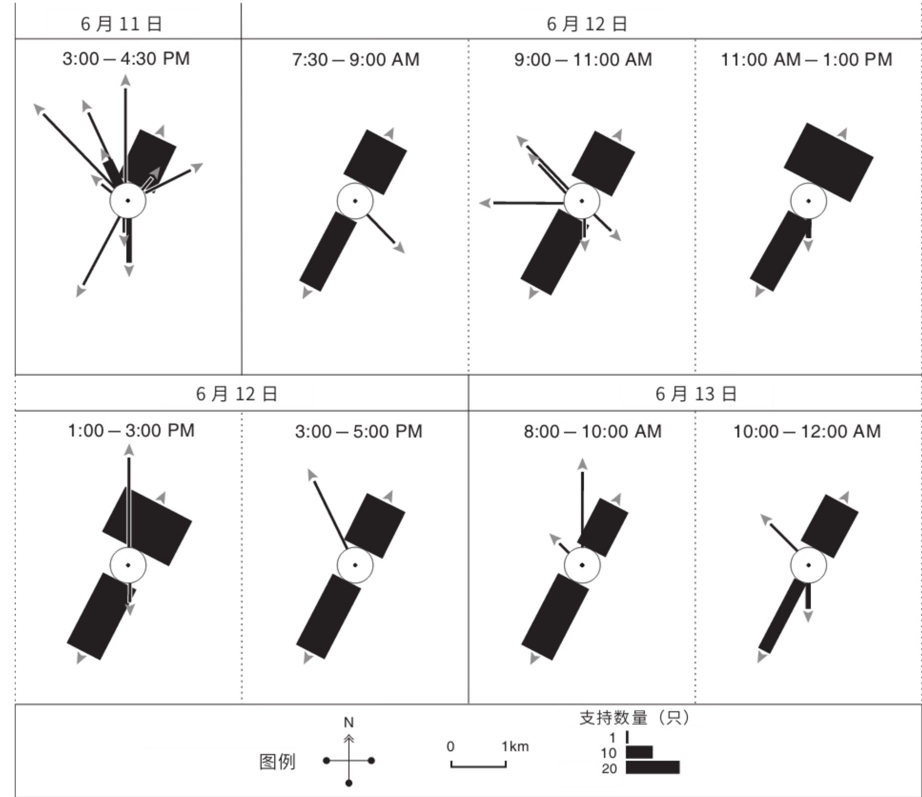
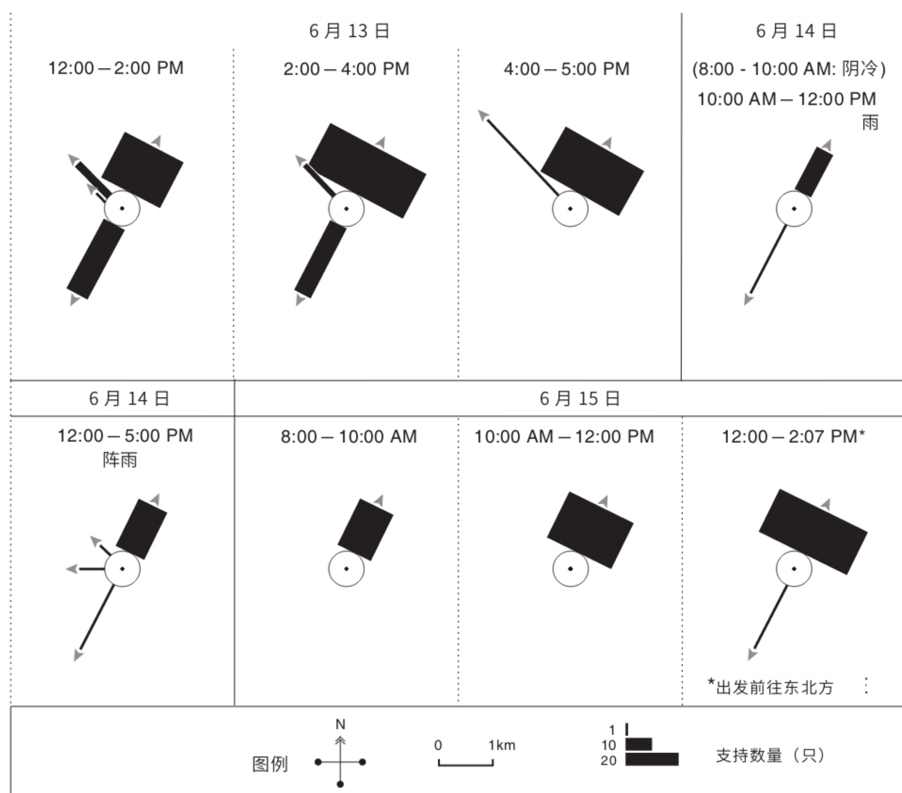


图4.3 侦察蜂在普罗皮拉恩蜂群上的舞蹈，林道尔于1952年6月观察所得。由于这个蜂群的侦察蜂形成了两个坚定的团体，它们迟迟未能达成一致。



林道尔甚至观察到一个未能达成一致的蜂群。就是说，从来没有出现过一个主导审议的舞者团体，林道尔也没有标记到只支持一个巢址的新舞者。那是1952年6月22日的阳台蜂群（图4.4）。就像在普罗皮拉恩蜂群中那样，它的侦察蜂进入了一场平衡的竞争，一个团体的舞者宣传西北方向600米外的一个巢址，另一个团体青睐西南方向800米外的一个巢址。在4个小时的时间里（中午12点到下午4点），两个团体都没有成功获得决定性的领先。然而，到下午4点10分，那个蜂群却突然起飞了，并且做出一种特别的行为。尽管林道尔目击了这个行为，但他几乎难以置信。用他的话说，“那个蜂群……寻求把自身分开。一半想飞向西北，另一半想飞向西南。很显然，每一个侦察蜂簇体都想把蜂群引导到自己选择的巢址”。每个团体都在一定程度上成功了，因为一半升空的蜜蜂开始朝着那座大火车站，向西南飞行，另外一半开始向西北飞行，飞向卡尔大街。但是，每个团体都未能继续朝着它希望的方向飞，也许是因为它们都缺乏蜂后。最后，两团盘旋的蜜蜂云又在它们开始飞行的空中结合在一起。接下来，两个团体之间开始了一场奇异的拉锯战。在接下来的半个小时里，一个团体

再次试图朝西北方向前进，不过飞出去100米又飞回来。然后，另一个团体向西南飞了150米，但接着它也回到了原地。这时候，那些蜜蜂又重新在它们以前聚集的那个阳台上安顿下来。可悲的是，蜂后在空中拉锯战的过程中走失。在接下来的几个小时里，林道尔注意到，由于失去了蜂后的蜜蜂飞回了它们的母巢，那个蜂簇逐渐开始瓦解。

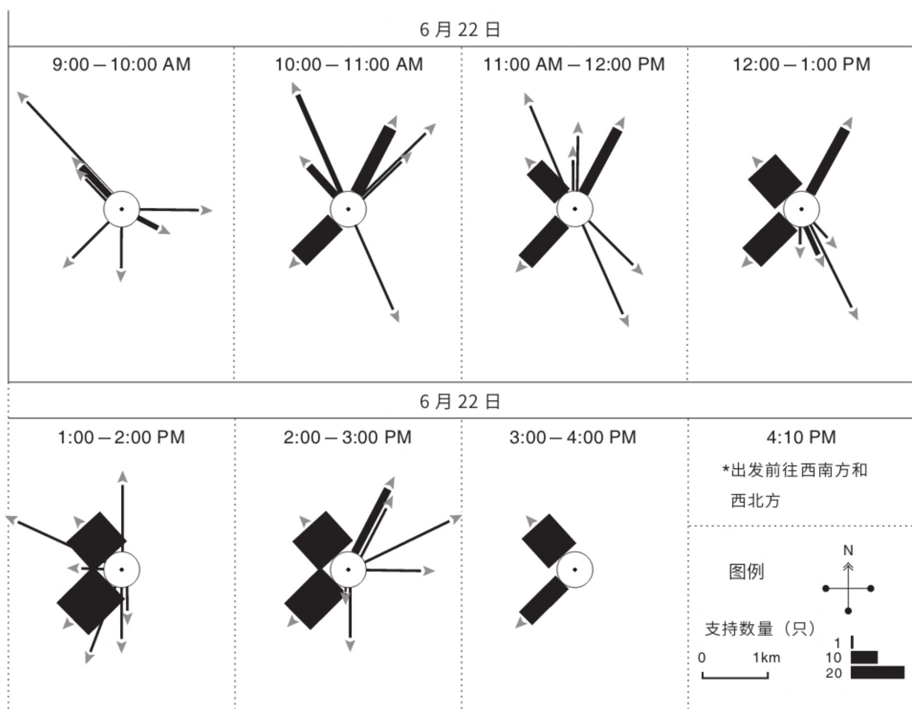


图4.4 阳台蜂群的侦察蜂制造的舞蹈模式，林道尔于1952年6月观察所得。这个蜂群的侦察蜂从未达成一致。

命运欠佳的阳台蜂群的历史凸显出蜂群和它们的决策过程的几个特征。从蜂后丧失和蜂群解体的悲剧中，我们得知，蜂群中蜂后的生存对蜂群的成败至关重要，因为它的卵巢和受精囊中携带着新群落的基因。从侦察蜂未能达成一致中，我们可以发现，蜂群在决策中并非万无一失。有时候，蜂群会产生一个分裂的决定，不过这通常只是一种临时状况，并且蜂群会设法解决问题。我们将在第七章中看到，在出现分裂的决定时，蜂群会正常起飞，在未能移到任何巢址后重新安顿下来，然后会进行更深入的讨论，直到达成协议。林道尔观察了17个蜂群，但其中只有两个（阳台蜂群和穆扎克蜂群）产生出分裂的决定。只有阳台蜂群始终未能达成一致，而这是

因为它丢失了蜂后，因此蜂群决策完全失败似乎显然是罕见的。最后，从阳台蜂群在舞者中未达成共识就匆匆起飞中，我们强烈地感到，舞者的共识虽然在那位人类观察者看来是显而易见的，但蜜蜂自身却不知道它们何时应该从做决定转向实施决定。我们将在第七章中揭示蜜蜂究竟怎样做出这种转变。

我的蜂群

伟大的发明会引发熠熠生辉的见解。这些见解的光芒驱散了迷雾，开辟出新的道路，向人们揭示未知的领域。马丁·林道尔就有了这样一个发现。当时，他发现一个蜜蜂群落通过“讨论”来选择未来的家园；在这场讨论中，巢址侦察蜂通过摇摆舞来表达它们的论据。他阐明了蜂群上的舞蹈的功能，照亮一条通向理解蜂群蜜蜂决策体系的小径。最为重要的是，他引导我们进入一个全新的科学领域，即：非人类动物采取的复杂的团体决策。

林道尔无疑是行为生物学的一位先驱。就像所有先驱那样，就全面考察他发现的那个新领域来说，他可以利用的时间和理论研究工具是不够的。因此，不出意料，他对蜜蜂的民主的调查在很多方面都没有完成。我们可以看到，这一点也许在一个方面表现得最为明显，即：他受限于他的装备（笔记本、手表、油漆工具），只能记录他的蜂群上的新舞者。理想状况下，他应该记录下在决策过程的每个阶段出现在他的蜂群上的所有舞者（无论新旧），从而能够完全了解宣传各种巢址的舞蹈的动态。这会显示出，每个被建议的巢址的支持者总量（而非仅仅是新支持者的出现）怎样随时间而变化，以及到最后如何大概只有一个巢址被跳舞的蜜蜂提倡。图4.2和图4.3中的记录显示，就在蜂群起飞之前不久，所有的新舞者都在宣传胜出的巢址。但是，这些记录没有告诉我们，到最后是否所有舞者都在宣传胜出的巢址。决策过程是否能够干净利落地结束，最终绝大多数舞者都支持同一个巢址，即胜出的巢址？林道尔认为蜂群会达成这种一致。他写道，支持失败巢址的侦察蜂最终“放弃了它们争取支持的努力”，可能会不再继续跳舞。但是，他没有证明，那些侦察蜂确实停止了跳舞。此外，他也没有证明，失败巢址的宣传者何时停止跳舞，以及它们怎样停止跳舞。因此，如果全面了解蜂群上的舞蹈，那么这将非常有利于增加知识。完整记录个体舞者的行为也将极为令人向往。这样一来，人们就可以从每个舞者第一次跳舞开始，跟踪它的每个动作。它是否多次表演舞蹈？它跳舞的总量与它正在宣传的巢址的质量有关系吗？如果它停下舞蹈，那么它是如何做出这样一个决定的？它是自己停止的，与周围发生的情况无关，还是在碰到了另外一只正在表演一段更有力的舞蹈的蜜蜂之后？就寻家蜜蜂执行它们的集体决策而言，林道尔的研究可谓一种令人惊叹的首次勘察。但是，就巢址侦察蜂进行商议时遵循的程序规则而言，他留下的没有回答的问题数不胜数。

1996年，我决定着手处理这些问题。近20年前，就蜜蜂的巢址偏好和它们估计候选巢址容量的方式，我完成了我的博士论文研究。为什么我不在20世纪70年代中期开始处理林道尔工作中的问题呢？那是因为，我不知道怎样才能获得录像设备。我知道，如果我想超越林道尔对蜂群决策的研究，就需要这种设备。在那些日子里，买彩色录像机、录音机、监视器（它们当时都是分开的设备）要花数万美元，远远超出我作为一个科研新手所能获得的小额拨款的预算。于是，我改变了研究焦点。但是，我没有放弃社会性动物如何做集体决策这一主题。确切地说，我开始转向研究蜜蜂的另外一种集体决策，即：在周围乡间分布的鲜花盛开的地里，蜜蜂群落怎样聪明地部署它的觅食蜂。这是一种不同的集体选择，因为与一个无家的蜂群就它将选择的单一的选项（候选巢址）做出的“共识决定”相反，一个觅食群落就如何在多个选项（候选食物源）中分配其觅食者做出的是“联合决定”。我之所以被关于觅食蜂分配的群落决策的谜团吸引，原因有二。其一，它看上去与巢址选择基本相似，也是以在宣传不同选项（食物源而非巢址）的跳舞蜜蜂簇体间开展的竞争为基础的。其二，它好像比巢址选择更容易对付。分群是个短暂的现象，最多只持续数天，而觅食行为要持续整个夏天。于是，我花了15年的时间，愉快地考察了在收集食物的过程中，一个蜂巢里的蜜蜂怎样作为一个统一的整体通力合作，尤其是它们怎样聪明地在片片花海中分配它们自己。1995年，在《蜂群的智慧》（*The Wisdom of the Hive*）这本书中，我总结了上述研究的主要部分。此后，我寻求重新开始对蜂群集体决策的研究。

起点很清晰。要想全面了解侦察蜂之间的讨论如何开展，我应该全面记录侦察蜂在蜂群选择其新家的整个过程中的舞蹈。这种对侦察蜂在蜂群上的行为的广泛描述有可能填补林道尔所做描述中的空白，甚至还有可能有重要的发现。实际情况正是这样。与40年前的林道尔不同，或者与20年前的我自己不同，我现在有了发达的录像和慢动作回放设备，能够全面记录侦察蜂的舞蹈活动。此外，我现在还会把塑料彩色数字标签黏在蜜蜂的胸部，把油漆标记置于蜜蜂的腹部，标出数千只蜜蜂的个体身份（图4.5）。这一技术是我在研究蜜蜂觅食的过程中磨炼出来的。通过把一个蜂群里的每只蜜蜂都这样标记出来，我觉得应该有可能跟踪每个个体在决策过程中的舞蹈史。然而，要想在这一项目中取得成功，就需要付出大量的艰辛劳动。必须一个一个地标记每个蜂群的数千只蜜蜂，必须在每个蜂群选择家园的过程中照看蜂群和录像设备，必须从录像记录中手工提取每次舞蹈的信息（舞者的身份、被宣传的巢址、舞蹈持续时间）。非常幸运的是，苏珊娜·比尔曼（Susannah Buhrman）也加入进来。她是康奈尔大学的研究生，非常聪明，不知疲倦。事实证明，在这一项目中，她是一位不可或缺的伙伴。我们在1997年夏天密切合作，取得了成功。



图4.5 被标注了个体标识的工蜂。

苏珊娜和我“窃听”了三个蜂群中的侦察蜂的商议过程，并且获取了为每个蜂群的决策而表演的舞蹈的完整记录。图4.6显示了在蜂群1上记录到的讨论，它开始于6月19日上午10点。我们看到，巢址侦察蜂在下午1点到3点开始报告它们的发现；到了那天结束时，共有7个候选巢址（A—G）被提请考虑，不过它们中没有一个引起热烈的支持。第二天，侦察蜂更加活跃。到了中午，又有4个巢址（H—K）进入讨论，其中3个地点获得多个跳舞的蜜蜂的支持，分别是G（东南2200米）、H（东面2600米）、I（南面4200米）。巢址G好像正在取得领先，但尚无一个巢址占据主导地位。在中午12点到下午2点，局面发生了显著变化。巢址I现在凸显出来，25只跳舞的蜜蜂中有23只支持。这种状况一直在那个下午的剩余时间中持续。

不过，又有两个巢址（L和M）被呈递，并且侦察蜂显示出对巢址K、L、M的支持，直到那天结束。然而，到了第二天上午，侦察蜂显然达成了共识，一致青睐巢址I。上午9点10分，蜂群起飞并飞向南方，巢址I无疑是其目的地。

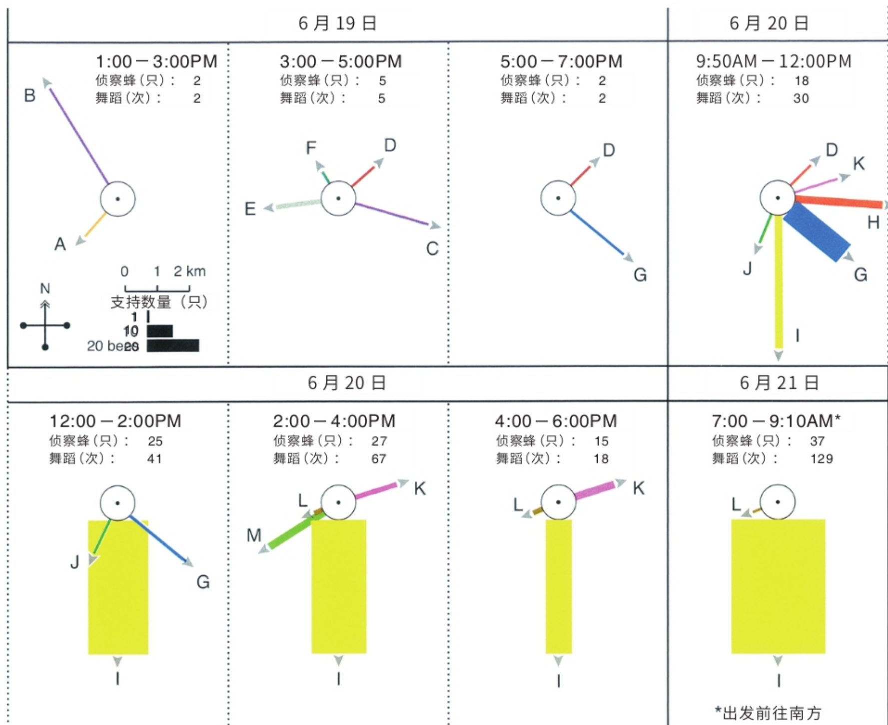


图4.6 蜂群1上的侦察蜂制造的舞蹈模式，西利和比尔曼于1997年6月观察所得。每个箭头的宽度显示了在所指示的时间段内支持巢址的舞者的总量。这个蜂群的侦察蜂很快达成共识。

蜂群1的讨论方式和林道尔描述的艾克蜂群的情况相似。在决策过程的上半段，侦察蜂报告了众多候选巢址，这些巢址距离蜂簇的方向和距离各异。然后，在讨论的后半段，侦察蜂的舞蹈迅速、顺利地集中在一个巢址上。最后，侦察蜂达成实际上的一致，蜂群移动至被认可的巢址上。值得强调的是，图4.6描述了每个时间段里支持每个巢址的舞者的总量，不仅仅是支持每个巢址的新舞者的数量。因此，我们可以确信，跳舞蜜蜂达成的共识标志着这个蜂群的决策的终结。

苏珊娜和我观察到的最有趣的侦察蜂的讨论发生在我们的蜂群3中。在这个蜂群中，两个舞者团体之间展开了激烈的竞争，并且在很长一段时间里不清楚哪个团体会胜出（图4.7）。这个蜂群是在7月19日下午2点30分形成的，但直到第二天中午，侦察蜂才开始以它们的舞蹈，宣传潜在的巢址。在上午11点到下午1点之间，被宣布的巢址有6个（A—F），其中一个（巢址A，东方2200米）迅速取得领先，有8只跳舞的蜜蜂宣传它。在接下来的4个小时里，又有3个潜在巢址（G、H、I）进入讨论，4个巢址（A、B、D、G）被慎重考虑，每个都有几只蜜蜂宣传。不过，随着巢址B（南方900米）和巢址G（西南1400米）获得越来越多的支持，巢址A正在丧失其最初的领先优势。在下午3点到5点之间，只有4只蜜蜂为巢址A跳舞，而为巢址B跳舞的蜜蜂有17只，为巢址G跳舞的有10只。到了下午5点，这个蜂群上的舞者集团间的争辩好像仍然是敞开的。在那天的舞蹈讨论的最后2个小时里，这种状况发生了显著变化，因为尽管在这最后2小时里，蜜蜂为7个巢址表演舞蹈，其中包括两个新巢址（J和K），但只有巢址B和G获得多只跳舞蜜蜂的支持。苏珊娜和我能够看到，这两个巢址的支持者设法大幅领先于宣传另外9个巢址的蜜蜂。就究竟是B集团在第二天胜出还是G集团胜出，我们还打了赌。我赌B集团，苏珊娜赌G集团。胜者将在伊萨卡的本和杰瑞冰激凌店获得一份三球冰激凌。

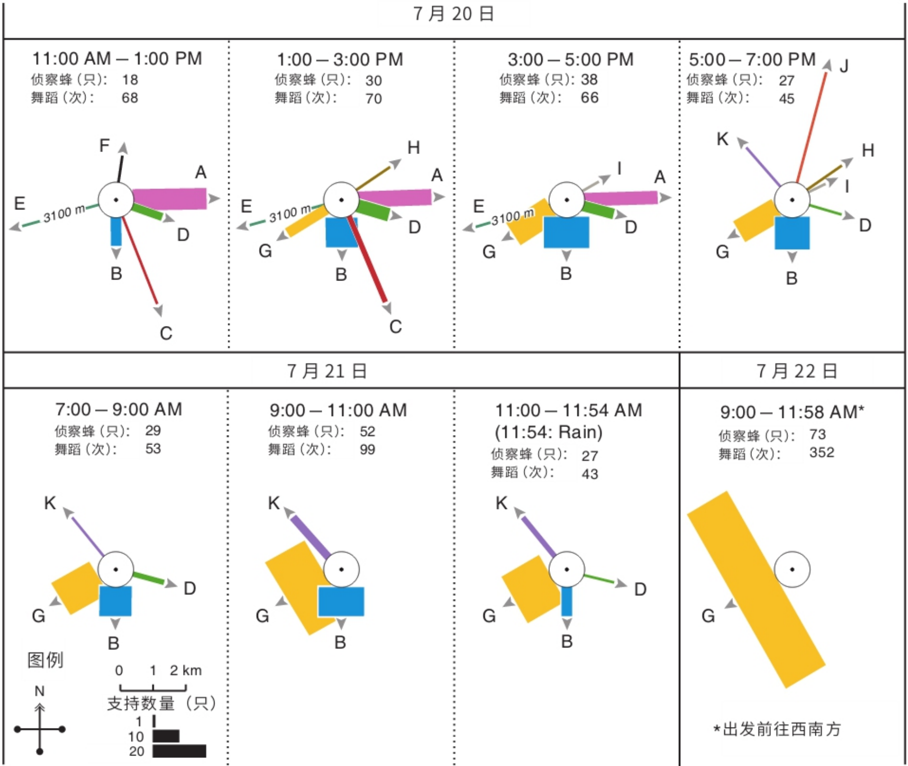


图4.7 蜂群3上的侦察蜂制造的舞蹈模式，西利和比尔曼于1997年7月观察所得。在支持巢址B和G的侦察蜂进行了漫长的竞争后，这一蜂群的侦察蜂才达成了共识。

第二天上午，势态非常紧张。太阳升起后不久，我们就来到实验室，在侦察蜂还没开始它们的讨论之前架起录像设备，急切地等待着，想看看谁会在打赌中获胜。在头两个小时里，也就是上午7点到9点，我们两个都保留着获胜的希望，因为那两个巢址都有10多只蜜蜂在宣传。不过，从上午9点开始，我的乐观情绪开始减退，因为支持苏珊娜的巢址G的舞者开始遥遥领先于支持我的巢址B的舞者，在上午9点到11点之间为32:17，在上午11点到11点54分（开始下雨了）之间为20:4。在一定程度上，支持巢址G的蜜蜂已经成功地压倒支持巢址B的蜜蜂。雨持续了整个下午和晚上，一直到第二天上午8点。在上午9点之后不久，侦察蜂重新开始讨论，此时它们显示出对西南方向巢址G几乎一致的支持——73只蜜蜂里有70只支持！就在中午之前不久，蜜蜂们飞往西南方向；中午过后不久，苏珊娜和我开车前往本和杰瑞冰激凌店。

观察侦察蜂之间的舞蹈竞赛可谓一大乐事，但分析图4.6和图4.7那样的图表让人更觉快乐。那些图表是我们在多个星期以后准备的，当时我们已经从48个小时的录像记录中提取出我们需要的所有信息。这些图表让我们清晰地了解到侦察蜂决策过程的主要特征。首先，蜜蜂的讨论刚开始进展缓慢，有一个信息积累阶段；在这一阶段，侦察蜂把众多分布广泛的选项摆“到桌面上”进行讨论。在苏珊娜和我观察的3个蜂群里，被考虑的巢址数量分别是13个、5个、11个。这些巢址相对于蜂簇的方向和距离（200~4800米）各异，显示为寻找可能的巢址，这些坚韧不拔的侦察蜂已经搜索过约70平方千米（约30平方英里）的乡村地带。绝大多数候选巢址都是在审议的上半段被介绍的，但正如我们在蜂群1的巢址L和M中（图4.6）所能看到的那样，有时候一些巢址被引入讨论的时间相当晚。蜂群当然不会设法同时确定它所有的替代选项，但正如我们将在第五章中看到的那样，这种不同时性通常并不会导致蜂群做出糟糕的决定。

其次，舞蹈记录的图显示，侦察蜂的讨论结束于所有或几乎所有跳舞的蜜蜂只宣传一个巢址时，就是说，蜂群此时达成了一种共识。因此，一个亟待解决的问题是，青睐不同选项的蜜蜂簇体之间的激烈竞争怎样达成和谐的一致？具体说来，在支持其他巢址的舞者的数量降到零的同时，支持一个巢址（通常是最好的那个巢址，正如我们将在第五章中看到的那样）的舞者的数量是如何增加的？我们将在第六章中看到，蜜蜂如何使用某些巧妙的花招，完成这些事情。

再次，我们的分析显示，蜜蜂的决策过程是高度分散的，因而是民主的，涉及数十或数百个个体。苏珊娜和我观察到，在我们研究的3个蜂群中，表演舞蹈的蜜蜂分别有73只、77只、149只。然而，这些统计数字可能低估了蜂群中跳舞的蜜蜂的典型数量。这是因为，为让我们逐个标记蜜蜂的任务切实可行，我们选取的蜂群规模都比较小，它们分别只有3252只、2357只、3649只蜜蜂。相比之下，自然蜂群通常包含6000~14000只蜜蜂。跳舞的蜜蜂在我们标记的蜂群里平均仅占2.8%，低于戴维·吉利（David Gilley）报告的自然蜂群的5.4%。吉利也是康奈尔大学的一位专注的研究生，调查过侦察蜂的身份之谜（下一节将介绍）。鉴于一个蜂群中有3%~5%的蜜蜂参与舞蹈讨论，我们可以估计，在一个约1万只蜜蜂的典型蜂群中，对决策过程做出贡献的个体为300~500个。

勇敢的探险家

蜜蜂从事巢址侦察的生涯一年只有几天，通常是在暮春或初夏。再加上工蜂寿命不长（在一年之中比较温暖的那几个月仅有3~5个星期），可想而知，有很多代的蜜蜂将匆匆度过一生，它们之中不需要有个体站出来勘察新的居所。然而，当一个群落准备分出一个蜂群时，一小部分工蜂就会站

出来，作为巢址侦察蜂投入行动。这些勇敢的探险家是整个分群过程的原动力。它们决定蜂群何时离开母巢（就像第二章中所讨论的那样），做出蜂群事关生死的适宜巢穴的抉择，触发蜂群起飞并飞往其新家（见第七章），并且在飞行中引导蜂群（见第八章）。这些至关重要的蜜蜂是什么？促使它们行动的又是什么？

根据现有证据，侦察蜂本是一些觅食蜂。这些觅食蜂的行为发生了重大变化，从而不再寻找鲜艳的花朵，转而搜寻起了黑暗的裂缝和空洞。关于巢址侦察蜂是经过改造的觅食蜂这种假说，第一个支持性证据来自马丁·林道尔做的一个实验。1954年5月11日，林道尔在慕尼黑以东的一个场所安置了一个群落。那里的原野一望无际，几乎没有树木和房屋提供筑巢空穴。然而，那里食物充足。不到一个星期，蜜蜂们就开始给它们的蜂巢的蜂房里填充幼蜂、花粉和蜜。林道尔希望它们不久后就分群。它们最终也是这么做的，5月27日时蜂群就分出了一个子蜂群。在10天前的5月17日，林道尔在距离蜂巢250米（约820英尺）处放置一张桌子，在桌子上放了一个喂食器，喂食器里装的是糖浆（溶解在蜜里的蔗糖颗粒）。没过几天，蜂巢里的100多只蜜蜂就热切地在他的喂食器那里觅食。林道尔给蜜蜂都涂上漆点，以标记它们的个体身份。接下来，在5月22日，他把两个人造巢放在喂食桌子的旁边，一个是稻草做的蜂箱，一个是木制蜂箱（图4.8）。在接下来的几天里，林道尔开始发现，光顾他的喂食器的蜜蜂的行为开始发生奇妙的变化。首先，它们觅食的热情有所下降。在标记过的蜜蜂中，光顾喂食器的越来越少，那些仍然来的蜜蜂光顾的次数越来越少。有时候，它们只是犹犹豫豫地在糖浆那里吸食一下。5月25日上午，林道尔终于注意到，“觅食蜂去喂食盘子那里只是伪装。它们只是短暂地在那里啜饮一下，然后它们就会飞起来，绕着周边地区嗡嗡地飞一会儿”。附近一棵橡树的一个节孔引起了蜜蜂的注意，林道尔提供的两个人造巢也是这样。在那个下午里，标记过的觅食蜂里有6只（73号、100号、106号、113号、119号、156号）对稻草做的蜂箱勘察过15次，对木制蜂箱勘察过8次。毋庸置疑，一些觅食蜂已经变成侦察蜂！



图4.8 林道尔把两个人造巢放在了一张小桌子旁。桌子上放着喂食器，喂

食器里盛着糖浆。

关于巢址侦察蜂是经过改造的觅食蜂，第二个证据来自戴维·吉利所做的一项研究。这位才华出众的研究生加入我的实验室后，很快就与蜜蜂坠入爱河。要想在康奈尔大学获得一个荣誉学位，主攻生物学的学生必须要写一篇基于原创研究的毕业论文。戴维在上大三时找我商量，想写一篇关于蜜蜂的荣誉论文。我建议他进一步调查巢址侦察蜂从何而来之谜，他愉快地接受了。林道尔已经证明，有些侦察蜂曾经是觅食蜂。戴维想看看是否所有或绝大多数侦察蜂都曾经是觅食蜂。如果是这样，那么侦察蜂当属蜂群中最老的蜜蜂，因为已经确切地知道，觅食蜂是蜂巢中最老的蜜蜂。为验证这一假设，戴维于1996年5月初创建了5个小蜜蜂群落。从5月5日到7月22日，每隔三天，他都给每个群落增加100只刚从孵卵器里的幼蜂蜂房里出来一天不到的蜜蜂。每个年龄群里的所有蜜蜂都用一种色彩的漆点标记出来，以显示它们属于哪个群体。在接下来的几个星期里，随着戴维给群落里添加彩色的蜜蜂，蜜蜂们给它们的蜂房里填满了幼蜂、花粉和蜜。然后，在6月和7月里，那些群落一个接一个地分群。一旦一个蜂群已经在实验室建筑外聚集成群，戴维就会耐心地观察做过标记的蜜蜂表演舞蹈，并且每当他看到一只这样的蜜蜂，就会记录它的年龄，给它涂上另外一个漆点（以避免再次统计这只蜜蜂）。一旦他看到50只左右年龄已知的巢址侦察蜂，就会收集整个蜂群，用二氧化碳麻醉蜜蜂，然后把它们放进冰箱里，最后按类别挑选死去的蜜蜂，统计每个年龄群的蜜蜂有多少。这些侦察蜂能够让他计算巢址侦察蜂的年龄分布。如果这些侦察蜂是从蜂群中所有年龄已知的侦察蜂中随机抽取的，那么结果可以预料。图4.9显示出一个蜂群的典型结果。我们看到，与把已知年龄的侦察蜂从蜂群已知年龄的蜜蜂中随机抽取出来的预期结果相比，巢址侦察蜂中包含更多较老的侦察蜂。这些发现支持了前人的设想，即：侦察蜂即使不是全部，也大体上来自该群落的觅食蜂。侦察蜂和觅食蜂都从一个中心位置（蜂群或蜂巢）出发，长途飞行，然后必须找到回家的路，因此不难想象，有觅食经验的蜜蜂比较有资格成为最好的侦察蜂。

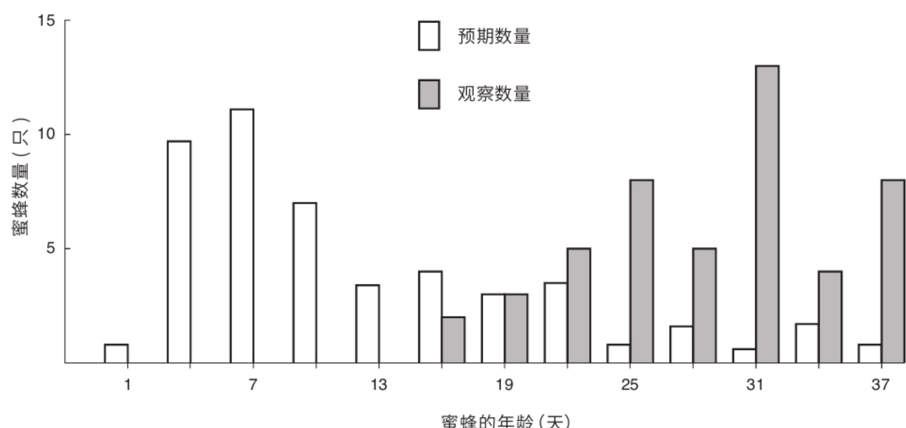


图4.9 侦察蜂的年龄分布和蜂群蜜蜂的年龄分布。实心条显示了每个年龄群里被观察到的侦察蜂的数量。空心条显示了从蜂群的蜜蜂里随机抽取侦察蜂的预期数量。

如果一只蜜蜂拥有觅食经验，那么它显然已经为从事寻家的特殊工作做好准备。然而，确定无疑的是，并非所有觅食蜂都能够充当侦察蜂，因为很多侦察蜂从来没有获得寻找家园的机会。我们现在获悉，拥有某些基因也能预先使一只蜜蜂有可能充当巢址侦察蜂。生物学家已经一再证明，在很多种类的动物中，个体行为的差异源自它们的基因和经验的不同，因此并不出人意料的是，蜂群中的侦察蜂和非侦察蜂在“本性”（基因）和“教养”上是不同的。有两位行为遗传学家已经证明，要想成为侦察蜂，就要拥有适当的基因基础。这两位遗传学家是吉恩·E.鲁宾逊（Gene E. Robinson）和小罗伯特·E. 佩奇（Robert E. Page Jr.），他们现在分别是伊利诺斯大学（厄巴纳-香槟分校）和亚利桑那州立大学的教授。他们创立了三个群落，每个群落都以一个蜂后为首。他们用仪器给每个蜂后植入三个没有关系的雄蜂（A、B、C）的精液。这些雄蜂携带了不同的遗传标记，从而使调查者能够确定一个群落里任意一只工蜂的父亲是哪只雄蜂（A、B、C）。然后，鲁宾逊和佩奇从群落里人工选出蜂群（下文将解释其方法），把这些蜂群安置到了户外，并且从每个蜂群里搜集出40只侦察蜂（舞者）和40只非侦察蜂（非舞者）。最后，他们对每只被搜集来的蜜蜂进行了父系血统分析，并从统计学上分析所得的数据，想看看与其他雄蜂相比，是否某只雄蜂的后代更有可能成为侦察蜂。他们发现，在三个蜂群里，有两个蜂群证实了研究者的猜测：在成为巢址侦察蜂的概率上，实验用的三只雄蜂的后代差异很大。举个例子，在一个蜂群里，一只雄蜂的后代工蜂虽然不到工蜂总量的20%，但超过60%的侦察蜂是它的后代。人们也许想知道，为什么这只雄蜂的基因赋予了它的后代一种倾向，使它们

能够作为有进取心的家园猎手行动，大胆地前往从来没有蜜蜂去过的地方。

当然，只有当群落进入分群模式时，一些觅食蜂才会扮演家园猎手的角色，尤其是那些带有鼓励探险行为基因的觅食蜂。这些蜜蜂是如何知道什么时候该把它们的职业从觅食变成侦察的呢？从我们人类为了研究（例如吉恩·鲁宾逊和罗伯特·佩奇描述的那种研究）而制造人工蜂群所必须做的事情中，可以获得这方面的一个暗示。从总体上看，这首先需要让一个蜂后和一群工蜂无家可归，但又不至于让它们挨饿。要做到这一点，你需要搜寻一个蜂巢，找出蜂后，然后安全地把它隔离在一个火柴盒大小的“蜂后笼子”里。接下来，可以用一只大漏斗把数千只工蜂从蜂巢的蜂房上摇晃下来，让它们进入一个鞋盒大小的“蜂群笼子”。“蜂群笼子”的底、盖子和两端是用木头做的，但两侧装着纱窗（为了通风）。在这个时候，你把蜂后笼子悬在蜂群笼子里，于是工蜂就有了它们的蜂后。关上蜂群笼子的盖子，那些蜜蜂就被控制住了。最后，把糖浆刷在蜂群笼子两侧的纱窗上，大方地喂养它们。喂养蜜蜂一定要喂到它们饱食无忧，然后一连数日让它们食物充足。如果不这样做，那么当把工蜂从笼子里摇晃出来的时候，你将看到，蜂后（依然被限制在蜂后笼子里）被安放在哪里，工蜂就图方便地聚集在哪里；但是，侦察蜂并没有采取行动。我是从亲身经历的失败中获知这一点的。当我开始制造人工蜂群时，有时候会犯错误，没有把一个蜂群喂饱，就将它安置下来。然后，我会在蜂群旁边坐上数天，等着侦察蜂开始跳舞，想知道它们不跳舞的原因。要想引诱食物搜集者变成家园猎手，让它们一连数天填饱肚子似乎是个关键诱因。

在前面描述的于1954年5月进行的一项研究的中，林道尔观察了这一饥饿的觅食者变成吃饱喝足的侦察蜂的过程。这一研究使用的群落被安置在一个玻璃墙的观察蜂箱里，从而让林道尔可以观察觅食蜂在蜂箱内外的行为。当他于5月17日在250米外安放了糖水喂食器时，蜜蜂可以获取的自然食物很少。当发现了喂食器的蜜蜂装满糖浆回家时，它们翩翩起舞。在接下来的数天里，他在喂食器那里标记了100多只觅食蜂。然而，从5月22日开始，马栗树（house chestnut tree）的花朵提供了充足的花蜜，蜜蜂逐渐用蜜填充蜂房。当林道尔的觅食蜂回家时，它们发现很难让蜂巢里的蜜蜂接受它们带来的糖浆。现在已经很清楚，当返回的觅食者难以卸下它们的花蜜时，就失去了跳舞和觅食的兴趣。在蜂房装满幼蜂和食物的一个稳定群落（因此它最有利于分群）的极端状况下，觅食蜂将发现自己不可能卸载它们的花蜜，会鼓着肚子在家里逗留。这种被迫的不活跃状态也许会刺激一些在体质上有探险倾向的觅食蜂，让它们转向巢址侦察。林道尔首先注意到，以前活跃的觅食蜂绝大多数无所事事，要么待在蜂箱里一些安静的角落，要么待在悬挂在入口外面的蜜蜂“胡须”中。数天之后，他开始看到，他标记的一些蜜蜂在考察他设置的巢址，而非利用他的喂食

器。我觉得，这一情况非常具有启发性。与此类似的、包含着逸闻趣事的观察是完美的跳板，可以让人设计一种实验性调查，来检验导致觅食者变成侦察蜂的，究竟是持续填饱的肚子本身，还是与被迫的无所事事相关的别的东西。研究者们应该特别注意这一点。

第五章 达成共识

爱的争吵常常

以愉快的和谐结束。

——约翰·弥尔顿（John Milton），《力士参孙》（*Samson Agonistes*，1671年）

在上一章里，我们看到，就像人类情侣间的争吵，侦察蜂之间的争吵“往往以……和谐结束”。我们现在将要看看，蜜蜂达成的一致是不是“愉快的”。也就是说，当跳舞的蜜蜂就它们的新居所达成共识时，是否确实已经选出了最佳的巢址？答案是肯定的！但是，就蜂群通常选择侦察蜂发现的众多候选巢址中最好的一个而言，在查看证据之前，让我们先考虑一下寻家蜜蜂所面临的选择问题的结构。这将加深我们对作为民主决策实体的蜂群的认识。

蜂群关于巢址选择的决策问题类似于人在选择居所时面临的问题。这是一个复杂的选择问题，因为存在众多可选方案（例如，房屋和公寓），并且每个方案都有很多特点（例如，邻近地区、卧室数量等等）。此外，对所有决策问题来说，发现好的解决之道是一个双重过程，首先要确定可能的替代选项，然后在选项中进行选择。在理想的世界里，决策者将能够了解所有替代选项以及每个选项的特点，根据每个选项的所有特点评估它的价值，理性地选择价值最高的选项。如果把所有这些事情做完，将产生最佳的决策。然而，在现实世界里，真正的最佳选择很少出现，因为决策者必须花费时间、精力和其他资源来获取并处理信息，这些花费往往使运用所有相关信息来决策成为不可能。举个例子，如果某人要在一座大城市里寻找一套公寓，那么他将不得不花费很多的时间、金钱和精力，来调查整个可获取出租房产市场，把它们都评估一下，然后做出最佳的选择。

鉴于决策者没有无限的时间、资源和媲美电脑的推理能力，心理学家和经济学家现在意识到，真实世界的决策（通常被称作有限理性）依靠的是一种简化的选择机制，也就是所谓的搜寻法。搜寻法通常要么减少决策者对替代选项的考虑广度，要么减少深度，或者既减少广度也减少深度。所谓的满意度决策搜寻法减少了对替代选项的搜寻的广度。它采取了设置一个接受门槛的捷径，只要碰到迈过这一门槛的选项就停止寻找。例如，某人刚搬到了一座遥远的城市，正在寻找一套公寓。她无法遍寻住房市场，因为她需要立即在她的新岗位上开始工作。如果她简单地选择了第一套可以接受的公寓，那么它几乎肯定不是最佳的选择，这时她就使用了满意度搜

寻法。逐项排除法是另外一种决策搜寻法，它减少的是决策任务的深度。如果有人想用这种搜寻法来找一套公寓，那么她首先要决定哪些特点最重要（例如上下班距离），确立一个可接受的限度（例如通勤的时间不超过20分钟）然后排除一切超出那些限度的公寓。接下来，重复这一过程，逐项排除（每月不超过1000美元，5个街区的范围内有一个可以慢跑的公园），直到做出一个选择，或者替代选项被收窄到足以转向对剩余的选项进行彻底的评估。这个人也许不会选择总体上最好的那套公寓（例如，如果一套公寓租金低，附近有个漂亮的公园，但上下班时间需要22分钟，那么她就不会考虑），但她寻找一个居所所需的时间、金钱和精力都有所下降。

鉴于人类和其他动物通常利用一套搜寻法来决策，那么值得注意的是，蜂群没有利用这些便捷的决策办法，而是通过广泛且深入地考察蜜蜂住房市场，选择其新的居所。正如我们在第四章中已经看到的那样，只是在它的侦察蜂已经发现大量替代巢址并且对每个巢址做了全面调查后，蜂群才会做出它的决定。在马丁·林道尔研究的完整规模的自然蜂群里，一个蜂群上的侦察蜂报告的候选巢址的平均数量为24个（最少13个，最多34个）。即使是在苏珊娜·比尔曼和我研究的人工小蜂群中，平均数量也有10个（最少5个，最多13个）。此外，正如我们已经在第三章中看到的那样，每个巢址都根据至少6个特点（例如，空洞容量、入口高度和入口大小）得到评估。因此，蜂群采取的是一种异常复杂的决策策略，几乎涉及了与选择建造其新巢的最佳位置问题相关的全部信息。（注意：蜂群并不是全知的，因为尽管它派出数百只蜜蜂搜寻候选巢穴，那些蜜蜂也不可能发现所有可取的居所。）蜂群之所以能够在选择其家园的过程中如此彻底，是因为其民主组织使它能够驾驭其众多个体的力量，让它们通力合作，集体实施决策过程的两个基本方面，即：获取替代选项的信息，处理信息以做出选择。接下来，就蜜蜂的民主的确做到了几乎最佳的决策，我们将考察相关证据。

N个选项里最佳的？

为了调查蜂群的侦察蜂是否往往就可获取最佳巢址达成一致，我不能仅仅观察它们在蜂簇上为宣传自然巢址所跳的舞蹈。具体说来，我需要给它们呈现一系列特性各异的人工巢，并且要在缺乏自然巢的地方做这件事情，从而让侦察蜂把它们的注意力集中在我的人工居所上。有了这样一套设置，我就能发现蜂群的侦察蜂是一致选择了一系列选项中最佳的巢址（生物学家将此称作“N个选项里最佳的那个”），还是它们并没有做出最佳的决策。

你可以设想蜂群的新家选择不够完美的各种可能。正如我们在第四章中看

到的那样，蜂群的侦察蜂没有同时把所有候选巢址纳入它们的讨论，而是在数个小时或数天里做到这一点。如果最佳巢址碰巧在讨论的后半段被纳入，那么它的支持者也许就难以压倒那些宣传一个比较糟糕的巢址的舞者，因为它被纳入得较早，已经获得大量的支持。或者，即使最佳选择在一开始就被纳入讨论，但如果宣传它的蜜蜂没能成功宣传出其优秀品质，那么此选择也有可能出局。（我们将在第六章中讨论侦察蜂如何用摇摆舞指出一个巢址的品质）然而，如果最佳巢址太远，或入口难找，让新侦察蜂非常难以发现，那么即使此处被及时且正确地报告，也有可能在侦察蜂的讨论中出局。无论是哪种情况，都会妨碍汇聚对最佳巢址的支持。鉴于似乎众多情况都有可能导致蜂群在选择家园的过程中做出并非最佳的选择，我想知道蜂群是否真的能够娴熟地选择N个选项里最佳的那个。要想找出真相，我需要用受控实验来检验蜜蜂的决策技能。

普通的15升

为完成这些实验，我于1997年夏天重返缅因海湾中的阿普尔多尔岛。大约20年前，在那里，我曾经非常幸运地让蜂群对人工巢址产生过兴趣。在中间的那些年里，我主要是在蔓越莓湖生物站（Cranberry Lake Biological Station）研究蜜蜂。它位于纽约州北部树木葱茏的阿迪朗达克山脉（Adirondack Mountains）深处，鲜花稀疏，蜜蜂渴望从人工食物源觅食。在北部丛林中研究蜜蜂令人兴奋。每个夏天，我的学生和我都能揭开蜜蜂群落优美的内部运作机制的一些秘密，尤其是那些能够使一个群落有效收集食物的秘密。此外，我还爱上了在清澈的湖水中游泳，观察北极光在子夜的天空中闪耀，在潜鸟此起彼伏的啼鸣中酣然入梦。但是，到了1997年，我愿意重返阳光明媚阿普尔多尔岛，与凶猛的海鸥、茂盛的毒葛为伴，呼吸令人精神为之一新、带着咸味的空气。

我的第一个目标是设计一套新的实验方法，让一个对蜂群来说不够理想的人工巢址也能为蜜蜂所接受。如果我能设计出这种方法，就能够检验蜂群是否能做出最佳决策。我计划为蜂群（一次一群）呈现5个巢箱，其4个是可以接受的巢址，1个理想的巢址，然后看看蜜蜂究竟能在多大程度上在5个巢箱里选出最佳的那个。基于我在20世纪70年代中期对蜜蜂巢址偏好的研究，我知道蜜蜂青睐大容量（40升）、小入口（15平方厘米）的巢穴。于是，我决定通过减少巢箱的容量或增加其入口面积，来看看我能否冲淡巢箱的优点。图5.1是我建造的巢箱的设计图。每个巢箱的容量都是40升，但如图所示，通过把一堵内墙放置在适当的位置，我可以把它的容量减少到20升、15升或10升。与之相似，通过入口缩减装置，我可以把每个巢箱的入口从15平方厘米扩大到30平方厘米或60平方厘米。巢箱必须仅仅在空洞容量或入口面积上有所差异，于是我把每个巢箱放在了一个一侧敞开的小罩子里（图5.2）。这些罩子面对同一方向，因此5个巢箱受

风、遮光、避雨、覆盖海鸥粪等条件都是一样的。

8月初，我把5个巢箱、5个罩子、我曾经用于录像记录侦察蜂讨论所用的蜂群架和制造人工蜂群的3个蜂箱装上我在伊萨卡的小卡车。在驱车赶到新罕布什尔州的朴次茅斯后，我把我的装备搬上了R/V约翰·M.金斯伯里号上。那是浅滩海洋实验室的主要研究船只。它将载着我和我的6万名“同事”从朴次茅斯的码头起航，沿着皮斯卡奎河（Piscataqua River）顺流而下，来到名为浅滩群岛的近海岛屿。面积96英亩（约0.39平方千米）的阿普尔多尔岛是其中最大的岛屿。我13岁的侄子伊桑·沃尔夫森-西利（Ethan Wolfson-Seeley）和我同行，充当我的研究助手。我们很快就出发了。站在明媚的阳光里，陶醉于新英格兰海岸的美，我为重返我喜爱的户外常去之地而高兴。在那里，我曾经有过一些我学术研究初期的科学发现。

但是，重新回到户外用蜂群做实验也让我感到惴惴不安。我记得那极其困难，即使在阿普尔多尔岛上也是如此。我已经听说，我的捕龙虾渔民朋友罗德尼·沙利文已经离开了这座岛，并且卖掉了他的小屋。新主人会允许我用纱幕隔开他们的烟囱以阻挡我的侦察蜂吗？在过去20年里，浅滩海洋实验室已经建起几座新宿舍和实验室。这些新建筑包含吸引蜜蜂的居所吗？此外，我还想知道，我是否正确设计了实验巢箱，从而可以让它们拥有适当的空洞容量和入口面积，成为一个不够理想但依然可以接受的巢址。这些巢箱会管用吗？然而，我很快就不再担忧。我提醒自己，每当我认真地观察蜜蜂，密切关注意料之外的结果，把未能达到目标、“失败的”尝试当作指示更好的前进道路的指路牌，总是能在研究中取得进展。阿普尔多尔岛距离康奈尔大学640千米（约400英里），在距离海岸10千米的大西洋里，其偏远的环境将赋予我一个绝佳的机会，让我把注意力集中在蜜蜂上。

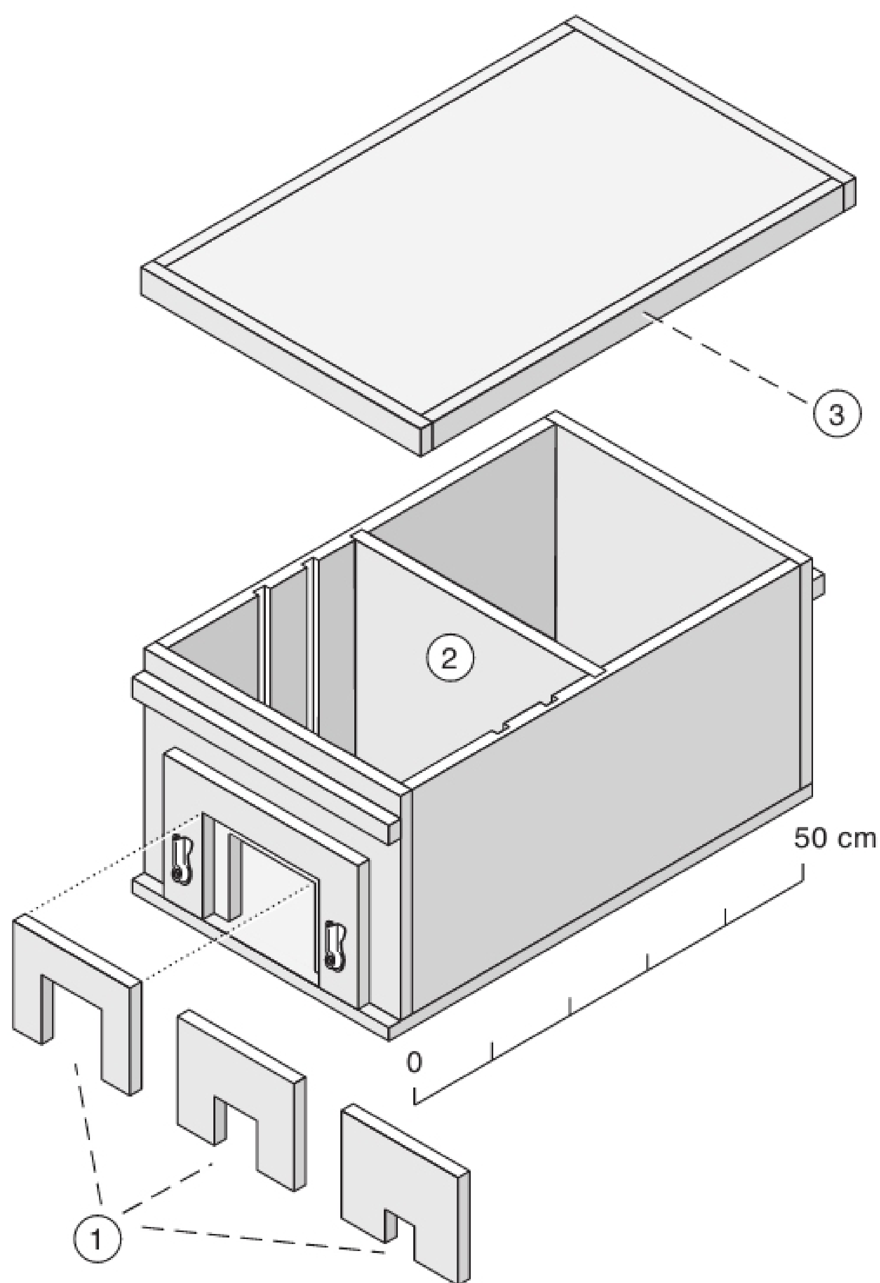


图5.1 实验巢箱的设计图。1为入口减缩装置，2为决定巢穴容量的活动内

墙，3为防光盖。



图5.2 安放在小罩子里的一个巢箱。

在短短几天里，伊桑和我就在一栋实验室建筑的门廊上安置下一个蜂群，在岛的北半部草木繁茂的地方安放了两个巢箱。它们距离蜂群均为250米（约820英尺），但方向稍异（图5.3中的地点A和B）。为有助于引起侦察蜂的兴趣，那两个巢箱被设置成大空洞容量（40升）、小入口面积（约15平方厘米）。我已经向沙利文小屋的新主人（来自马萨诸塞州，没有猎枪）做过自我介绍，解释了我为什么要把一块纱幕蒙在他们的烟囱的顶部，并且在他们的许可下布置好实验环境。现在我们安静地坐在蜂群旁，守候着在蜂群上表演摇摆舞的蜜蜂，想看看侦察蜂会报告什么。所有报告过两个巢箱之一的蜜蜂都会被单独留下，但任何指示别的某个地方的蜜蜂都会被我用镊子取下来，丢进一个小笼子，然后放进一个冰箱。事实证明，对我们的成功来说，这种对侦察蜂交流的审查制度至关重要。偶尔会有一只蜜蜂出现在蜂群上，激动地为一个“劣质”巢址跳舞。如果我们不迅速把它清除掉，那么随着新被征募去考察那个巢址的蜜蜂回来，并招募更多的蜜蜂去那里，蜜蜂对它的兴趣将不可阻遏地增加。在那个夏天，侦察蜂对一个不在考虑之列的巢址的兴趣滚雪球般的增加发生了三次。在其中

两次中，我们通过解读蜜蜂的舞蹈，断定它们正在热烈宣传的巢址的方向和距离，在那个岛屿的地图上画出它的大致位置，然后搜寻那里，看有没有侦察蜂从某个小洞口飞进飞出，最终成功地找出蜜蜂感兴趣的地方。一个巢址是位于一堆旧木板下的一个空间，另一个是位于一堵石墙中的一个小洞穴。我把这两处地点敞开，让它们对蜜蜂失去利用价值。然而，第三次，尽管我们在正确的大概区域搜寻了几个小时，但搜寻兼破坏行动还是无功而返。那片区域在岛的南岸上的三座老房子之间。很显然，一只侦察蜂在这些房屋后面阴森恐怖的毒葛丛中的某个地方发现了一个一流的居所。我们没敢勘察那里，由于我们无法消除那个巢址，也无法扑灭蜜蜂对它的强烈兴趣，于是只能把那个蜂群连同它流浪的侦察蜂一起从本次实验中排除，换一群新蜜蜂重新开始。



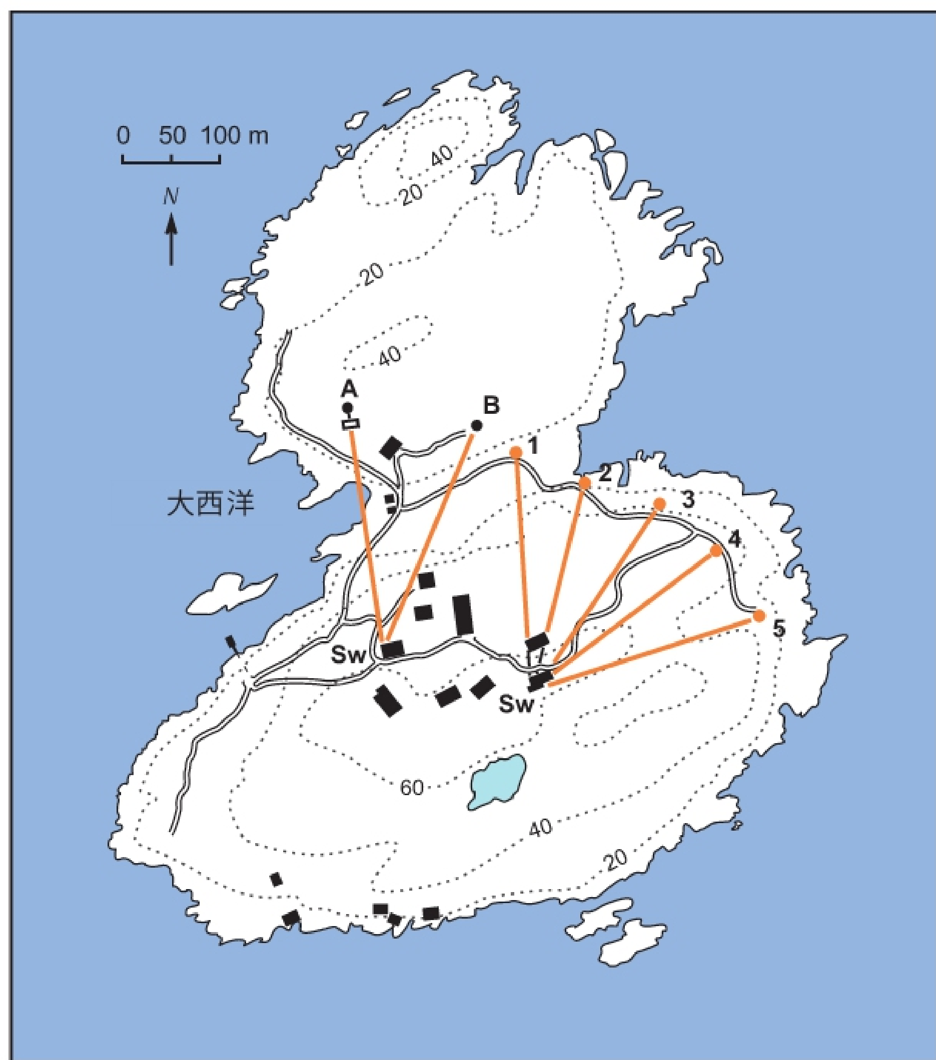


图5.3 1997年所做实验（两个巢箱，A—B）和1998年所做实验（5个巢箱，1—5）在阿普尔多尔岛上的布局。等高线指示了高于海平面的高度。Sw表示的是蜂群位置。

幸运的是，我们的其他蜂群都把它们寻家的努力集中在我们的巢箱上，并且在这么做的过程中，它们还教会我们怎样把一个巢箱变成一个普通但可以接受的居所。我们得到的第一个教训是，盲目地把入口面积扩大到30平方厘米或60平方厘米并不会吸引更多的侦察蜂。如果我们给一群蜜蜂一个

容量40升、入口为15平方厘米的巢箱，那么它们就会对巢箱显示出很大的兴趣，就像巢箱被发现后侦察蜂迅速在它那里集结所揭示的那样。举个例子，1997年8月10日，到了下午1点，一个这样的巢箱被侦察蜂发现。到了下午2点30分，就有超过10只蜜蜂在这个巢箱外面爬行或飞行。毫无疑问，侦察蜂已经判断出这个巢箱非常可取，并且征募了其他侦察蜂前往勘察。实际上，在下午1点左右，在蜂簇那里，我们就已经观察到，有几只蜜蜂在以活泼的摇摆舞宣传那个巢箱。但是，在我们于下午2点30分把入口扩大到60平方厘米后，那个巢箱外的蜜蜂锐减，到了下午3:00已经降到了一两只。这一突然的对那个巢箱的放弃暗示，这里再也无法吸引侦察蜂的注意。在下午3点的时候，我们又把入口缩小到了15平方厘米，它外面的侦察蜂的数量就像此前那样激增，到了下午4点30分便超过了12只。但是，当入口在下午4点30分再次被扩大到60平方厘米的时候，侦察蜂的数量再次锐减，到下午6点就减少到1只。第二天，当我们把它的入口再次缩小到15平方厘米的时候，蜜蜂在它外面迅速聚集的模式又再次出现；当我们把入口再次扩大到只有30平方厘米的时候，它外面蜜蜂的数量又急剧减少。这些结果在数天后被从第二个蜂群那里获得的结果证实了。它们让我们明白，侦察蜂认为入口30平方厘米或60平方厘米的巢箱品质差，甚至不可接受为居所。它们还向我们显示，对蜂群的侦察蜂做民调非常容易，只要清点每个巢箱外的蜜蜂的数量即可（图5.4）。

我们接下来把空穴的容量减少到不足40升，试图创造一个品质中等的巢址。这一办法很管用。1997年8月13日下午，侦察蜂发现了巢箱，我们的实验就此开始。第二天上午，我们把一个巢箱的容量设置为40升，把另一个设置为了15升，两个巢箱的入口都设置为15平方厘米。正如图5.5所显示的那样，40升的巢箱外的侦察蜂的数量在上午稳步提升，到了下午上半晌达到了9只。与此同时，15升的巢箱外的蜜蜂数量一直很少，仅有一两只。很显然，侦察蜂正在把40升的巢箱当作优质巢址来对待。但是，它们把15升的巢箱当成品质一般的巢址了吗？就是说，虽然并不很中意，但可以接受？为检验蜜蜂是否会接受15升的巢箱，我们在下午12点30分把40升的巢箱的入口扩大到60平方厘米，使它变得不可接受。然后，我们就观察蜜蜂现在是否会接受15升的巢箱。它们接受了！40升的巢箱那里的蜜蜂数量锐减，15升的巢箱那里的蜜蜂在下午1点28分达到峰值。蜂群动身飞往了15升的巢箱。（至于蜂群动身前不久，被选中的巢址那里的侦察蜂的数量急剧减少的原因，我们将在第八章中讨论。）因此，这第一次的尝试证明，如果我们把一个巢箱的容量设置为15升，把入口面积设置为15平方厘米，我们就能够为在阿普尔多尔岛上的蜜蜂呈现一个普通但可以接受的巢址。



图5.4 数只侦察蜂在勘察巢箱。

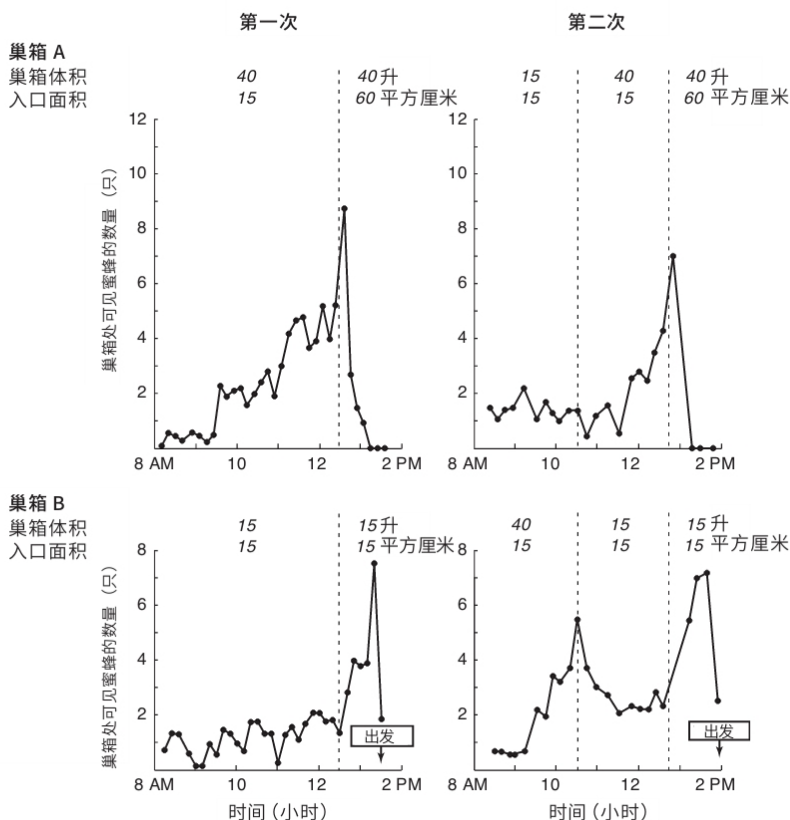


图5.5 一种实验的两次尝试，意在断定一个品质中等的巢址的特性。在每次尝试中，我们都给一个蜂群提供了两个巢箱，给它们设置了各种空洞容量和入口面积。通过计算在那里可以看到的蜜蜂的数量，我们衡量了侦察蜂对每个巢箱的兴趣。垂直虚线显示的是巢箱设置被改变的时间。

我们还用另外两个蜂群做了尝试，得出的结果和用第一个蜂群得出的结果相似。如果两个巢址入口面积都是15平方厘米，而容量不同，一个是40升，另一个是15升，那么蜂群的侦察蜂会更多地聚集在容量为40升的巢箱周围。但是，如果40升的巢箱被严重降级，把它的入口面积扩大到60平方厘米，那么侦察蜂会更多地聚集在15升的巢箱那里，并最终会接受这个巢箱，将其当作它们未来的家。

蜜蜂的思维之窗

我们已经发现创建一个普通但可以接受的居所的正确方法，进一步的相关

证据来自我们在蜂簇处的观察，而非来自在巢箱处的观察。在蜂簇处，我们可以看到侦察蜂同时为40升和15升的巢箱表演舞蹈（当二者都有小入口时）。我们还能够通过注意每只蜜蜂跳舞时摇摆运动的角度，判定它正在宣传的是哪个巢箱，因为我们已经细心地设置过巢箱的位置，让它们的方向相差30°（参看图5.3）。（我们最感激蜜蜂的是，它们让我们省掉了给来自两个巢址的侦察蜂涂上不同标志的麻烦。）现在，大家都知道，当一只蜜蜂通过表演摇摆舞来征募蜂巢同伴去一个食物源时，它根据那片花地的可取度来决定跳舞的强度。举个例子，如果要宣传流溢着香甜花蜜的花朵，那么蜜蜂也许会表演一段强烈的舞蹈，其中包含100次舞蹈循环，持续200秒。反之，如果要报告一个比较糟糕的花蜜源，那么蜜蜂表演的舞蹈也许会相当弱，只包含10个舞蹈循环，仅持续20秒。花朵的可取度和舞蹈的强度（舞蹈循环的次数）之间的这种关联意味着，摇摆舞为我们提供了一个“窗口”，使我们窥见蜜蜂的想法，尤其是在它正在向蜂巢同伴报告的东西的品质上。

我们假定这扇窗口对蜜蜂宣传巢址和食物源都适用，决定通过它看看宣传40升和15升巢箱的侦察蜂如何判断它们作为未来家园的品质。我们通过录像机录制下两个分别报告40升巢箱和15升巢箱的侦察蜂集团在蜂群上并肩表演的舞蹈。两个巢箱都引起了其他侦察蜂跳舞。这一事实告诉我们，蜜蜂对这两个巢箱都很感兴趣。但是，更有启发性的是我们通过认真观看录像并衡量每只蜜蜂舞蹈的强度所了解到的东西。我们发现，报告40升巢箱的蜜蜂表演的舞蹈平均包含35个循环，持续约85秒，而报告15升巢箱的蜜蜂表演的舞蹈较弱，平均只包含14个循环，仅持续约45秒。这些发现有力地支持这样一个结论，即：蜜蜂断定我们的15升巢箱是一个可以接受但不够优质的巢址。可接受性的标志是有侦察蜂为15升巢箱表演舞蹈（我们不希望侦察蜂宣传不可接受的巢址），而一般性的标志是侦察蜂为15升巢箱表演的舞蹈相对较弱。

关键的实验

在1997年8月阳光灿烂的日子里，在阿普尔多尔岛上，我已经从蜜蜂那里了解到怎样调整我的5个实验巢箱，从而让一个蜂群在5个可能的居所里做出选择（其中4个是需要修缮的居所，1个是理想家园）。于是，我准备给蜂群提出一个五中选优的选择问题。我非常渴望这么做，但令人遗憾的是，我不得不等到第二年夏天，才能对它们的决策技能进行这一关键的检验。康奈尔秋季学期的课程始于8月的最后一个星期。每个秋季学期我都要加入一个团队，讲授一门动物行为普及课程。因此，我需要返回伊萨卡，给学生讲课。我也需要安装玻璃墙的蜂箱，因为我们在讲课中需要利用它们，让学生感受观察并思考蜜蜂行为的乐趣。

1998年6月，我返回了阿普尔多尔岛。与我通行的是康奈尔大学聪明且专注的研究生苏珊娜·比尔曼。在前一个夏天，她曾经帮助我记录下侦察蜂的讨论。我们这一次的目标是通过开展五中选优的选择实验，检验蜂群的决策过程。执行这一检验需要两个人作为一个团队工作。一个坐在蜂群那里，去掉任何报告巢箱之外的巢址的侦察蜂（图5.6）；另一个在巢箱之间穿梭，统计光顾它们的侦察蜂的数量。正如图5.3所显示，我们在岛屿的东部呈扇形设置了巢箱，从而使它们距离大约相等（约250米），但处在蜂群周边不同的方向（至少间隔15°）。我们的每次实验都始于安排5个巢箱里的内墙，从而让其中一个提供40升的筑巢空穴，其他则提供15升的筑巢空穴。接下来，我们把接受检验的蜂群安置在蜂群架上。一旦蜂群成了团，侦察蜂开始飞离蜂簇，我们中的一个就开始监视蜜蜂的舞蹈，除掉报告5个巢箱之外的巢址的蜜蜂，另一个人则开始每半个小时把蜂箱检查一遍，统计那里的蜜蜂的数量。我们做过5次实验，每次用的蜂群都不同，每次那个优良的巢箱的位置都不同。需要指出的是，我们没有通过搬动优良的巢箱来改变它的位置，而是让那5个巢址保持不动，调整它们的容量设置。这样一来，每次实验都有一个巢箱被赋予40升的容量，使它成为优良的选项。



图5.6 苏珊娜·比尔曼检查在一个蜂群上为劣质巢址跳舞的舞者。

图5.7显示的是这5次实验的全部结果。它显示，在每次实验的过程中，在每个巢箱外可以统计到多少侦察蜂。我们可以看到，在全部5次实验中，

蜂群的侦察蜂发现了全部或几乎全部5个巢箱。这意味着，每个蜂群都了解绝大多数候选巢址的情况。我们还能看到，在每次实验中，尽管侦察蜂在同一天发现全部5个巢箱，但并没有同时发现它们；此外，它们从未首先发现那个优良的巢箱。举个例子，在实验1中，我们上午就在4个普通的巢箱外发现过侦察蜂，但直到下午才在优良的巢箱外发现它们。不仅如此，我们还可以看到，有时候大量侦察蜂已经在一个或更多普通巢箱外聚集成群，而优良的巢箱外甚至只有一只侦察蜂。举个例子，在实验2中，普通巢箱1外的侦察蜂的数量在上午11点30分到下午2点之间逐渐增多，并且到优良巢箱2在下午2点前不久被发现时，已经多达5只以上。

令人印象深刻的是优良的巢箱从未第一个被发现，并且还经常一开始会在赢取支持者的比赛中处于劣势，但是在5次实验中，优良的巢箱有4次（1、2、3、5）最终都获得了最多的支持并成为被选中的巢址。因此，尽管5个蜂群在这一选择检验中并没有全部选中优良的巢箱，但它们的确展示出令人印象深刻的决策技能。要想明白为什么会这样，不妨思考一下纯粹通过偶然的方式获得观察到的结果的概率。如果这些蜂群在这个巢箱里随机选择，那么它们在5次检验中有4次选择最佳巢箱的概率小得可怜，仅为0.0064。换句话说，如果你想仅仅通过偶然的方式，得到在5次中选对4次的结果，那么你需要重复做实验156次，才能碰到一次（1/156≈0.0064）。因此，很显然，与依靠偶然性相比，在蜂群里发现的民主决策过程大大增加了蜂群把勇敢的侦察蜂确定的最佳候选巢址选为未来家园的可能性。

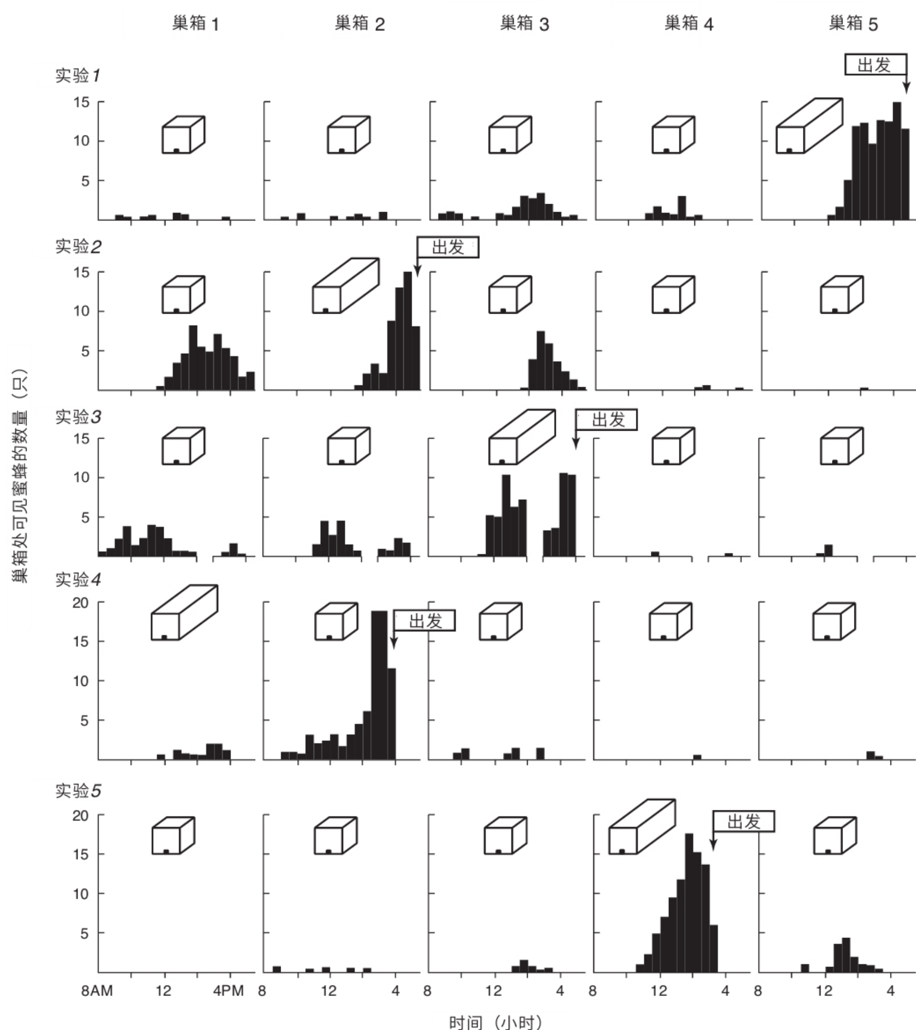


图5.7 从5个选项中选出最佳选项的5次实验的结果。

我喜欢思考蜜蜂的行为中出人意料的例子，自问“这一意外告诉了我什么？”我常常发现，这很有用。在从5个选项中选出最佳选项的实验4中，蜂群选择了一个普通的巢址。就蜂群对每个预期巢址的了解最初极其脆弱并容易丧失而言，实验4是一次非常有启发意义的实验。我们从图5.7中看到，在蜜蜂选中最佳巢址的4次实验中，在最佳巢址被发现之后，侦察蜂在两个方面突然发生了变化，一方面是最佳巢址处的侦察蜂迅速增加，另一方面在普通巢址处逐渐减少。然而，在实验4中，在优良巢址被发现

后，没有任何变化。为什么没有变化？出于某种原因，发现了优良巢址的侦察蜂都没有表演摇摆舞，来宣告它们的发现。它们都没有报告它们的发现令人疑惑不解，因为在实验2和3中，发现这个位置的巢箱（在那排巢箱的北端）的蜜蜂都表演过摇摆舞，尽管它们只是在那里发现过一个普通的、15升的巢址。因此，似乎很显然，那个位置本身没有任何不对的地方。无论在实验4中发现了优良巢箱的侦察蜂没有跳舞的原因是什么，结果都是清晰的，即蜂群“忽视了”岛上最佳的可能居所。与此同时，侦察蜂持续地在一个普通巢箱那里缓慢聚集，蜂群也最终选择了这个二流的巢址。这一反常的结果向我们显示，当一个侦察蜂发现了一个预期巢址时，它报告了这个巢址，从而使这个巢址成了在它的蜂群上举行的讨论的一个选项，对蜂群的成功决策至关重要。在下一章中，我们将看到，蜜蜂在寻家行为上有一个巧妙的规则，这个规则通常会让蜂群的侦察蜂发现的每个优秀住房选项被纳入它们的讨论。合适的决定需要正确的信息。

蜂群知道什么最好

人们也许怀疑，刚刚被描述的实验结果是否真的证明蜂群是优秀的决策者。毕竟，要想从N个中最佳的实验中得出这个结论，必须假设容量40升、入口面积15平方厘米的空洞的确是一个高品质的巢址，而容量15升、入口面积15平方厘米的空洞的确是一个品质一般的巢址，从而使蜂群在选择前者而非后者的过程后，提高生存和繁殖能力。对我来说，这似乎是一种合理的假设。这是因为，除非自然选择已经支持对这种青睐40升而非15升的偏好，否则蜜蜂就不会拥有这样的偏好。毋庸置疑，对其他动物的研究（包括各种鸟类、爬行动物、昆虫、鱼类）已经发现，这些动物的巢址偏好增加了它们繁殖成功的概率。

2002年，我决定验证我的假设，即蜜蜂的住房选择的确是好的选择，有助于群落生存和繁殖。令人遗憾的是，在这一检验需要做的实验中，很多蜜蜂群落会因此灭亡，因为我需要比较生活在体现蜜蜂居家好恶的蜂巢里的群落的生存概率。为了做到这一点，春天时我把人工蜂群安置在了两种规格的蜂箱里，然后在整个夏天都对它们撒手不管，想看看两种类型的群落在接下来的冬天里的生存概率是否不同。（正如在第二章中讨论的那样，在它们经历的第一个冬天里，生活在自然中的绝大多数蜜蜂群落都饿死了。）每个蜂群里包含约1万只蜜蜂，这是自然蜂群典型的数量规模。至于两种规格的蜂箱，我选择拥有5个或15个矩形木质框架的蜂箱，并且这些蜂箱拥有蜂巢里的蜂蜡蜂房，因为要想容纳蜜蜂将在15升或45升树洞里建造的众多蜂房，就需要这么多的框架。自然蜂群占据空的树洞，必须在蜂房建造上投入大量资源，于是为了让我的人工蜂群面临同样的挑战，我把它们安置在了包含空的框架的蜂箱里，它们必须建造蜂房。（我的确每隔一个框架就铺了一层蜂蜡“基础”，以引诱蜜蜂在木制框架内建造蜂

房。）我每年都做这个实验。我在6月初给每个类型都设置了5个群落，然后在接下来的12个月里跟踪它们，想看看哪类群落会挺到下个春天。

迄今为止，我已经做过三次此类实验，分别是在2002—2003年、2003—2004年、2004—2005年。由此，我已经追踪了30个群落的命运。就有15个框架的蜂箱里的蜂群来说，冬天的生存概率是0.73（15个群落里有11个存活）。但是，对居于有5个框架的蜂箱里的蜂群来说，这种概率只有0.27（15个群落里有4个群落存活）。这两种待遇之间生存概率的巨大差异仅仅出于偶然的概率很小（只有0.02）。几乎可以肯定的是，生活在较大蜂箱里的群落生存概率较大，因为它们积累了数量更多的蜜，以挺过冬天。我之所以能提出这一观点，是因为我在6月实验开始的时候称量过每个群落的蜂箱的重量，然后在10月又称量了一次，那时的浓霜天气已经终结了蜜蜂这一年的觅食期。我发现，两种规格的蜂箱的平均收获大为不同，分别是23千克和10千克（约51磅、22磅），其中绝大多数是蜜。此外，当我检查在实验中死去的群落的蜂房时，我几乎总是发现它们的蜜已经耗光，可怜的蜜蜂因饥饿而大量死亡。这些关于蜂箱宽敞度对群落生存影响的完整统计是实实在在的证据，证明蜂群的确非常清楚它们的住房需求，并且在践行它们的巢址偏好的过程中，的确做出了正确的决定。这些统计数字也揭示出蜂群不厌其烦地寻找优质家园的原因。

第六章 建立共识

我们反对会议中出现的分歧，希望保持一致。

我们认为，我们从上帝的意愿那里领悟的最多的，是共同友谊的缔结。

——公谊会，《会规手册》（*Book of Discipline*，1934年）

在寻家蜜蜂民主决策的过程中经常可见不同意见的讨论。坦率地说，我发现这令人惊奇。我们在上两章里已经看到，蜂群侦察蜂的讨论始于倡导众多潜在巢址的个体，它们有力地宣传彼此竞争的提议，积极地把中立的个体吸引到不同的阵营。所有这一切都使蜂群的表面乍看上去就像一场放浪的舞会。然而，秩序逐渐从这种混乱中显现。最后，讨论终止，所有跳舞的蜜蜂都显示出对一个巢址的支持，而这个巢址通常是最佳的。本章将要讨论的主题正是侦察蜂如何在一场漫长的辩论结束时取得一致。

在陪审团、公谊会会议、朋友群体这样的人类团体中，建立共识有时候是民主决策的基础，但不会一直如此。通常情况下，人类团体在讨论、选举或其他民主决策过程中，成员在偏好上会产生严重分裂。在此情况下，团体必须援引某些正式的决定规则，如多数规则或加权投票体系，把分散的投票转化成一个单一选择。这种团体决策被称作"对立民主"，因为它所出自的团体里的个体在利益和偏好上彼此冲突。相比较而言，蜂群蜜蜂的团体决策是"统一民主"，因为它涉及的个体利益完全一致（选择最佳居所），偏好相同（小入口等等）。因此，在审视蜜蜂群落"统一民主"内在工作机制的过程中，我们将要考察的民主过程与我们非常熟悉的对立民主截然不同。在这本书以后的章节里（第十章中），我将探讨一些我们可以从蜜蜂那里吸取的实用教训，以改善人类团体的决策，尤其是像蜂群里的蜜蜂那样，团体的成员有共同利益时。

就整个蜂群的成功而言，蜂群侦察蜂终结其讨论时达成的团体一致至关重要。毕竟，一个蜂群仅拥有一只蜂后，因此当它出发飞往其新家时它需要像一个聚合在一起的实体。分裂的决定毫无意义，有时候甚至是致命的。正如我们从林道尔的阳台蜂群（见图4.4）所了解到的，如果蜂群起飞时侦察蜂仍在热烈地宣传多个巢址，那么蜂群不能成功地移向任何巢址，从而浪费时间和能量。如果在不同的侦察蜂簇体激烈的空中战争中，蜂群丧失了蜂后，那么它就会付出彻底失败的终极代价，因为没有蜂后，整个族群注定要灭亡。因此，在蜂群起飞之前，在众多已被发现的巢址中，蜂群的侦察蜂是否能达成一致就显得极为重要。

要想了解侦察蜂达成一致的方式，重新检查侦察蜂讨论的概要记录是个好办法。不妨考虑一下图4.7里总结的蜂群3的讨论。它显示出两个需要注意的现象。要搞清楚蜂群侦察蜂如何建立共识，就必须解释这两个现象。首先，对胜出巢址（西南方向的巢址G）的支持逐渐增加并最终主导了讨论，其方式令人好奇。在7月20日下午1点到3点，在30只跳舞的蜜蜂中，仅有4只（13%）宣传巢址G。但是，到7月21日上午9点到11点，在52只跳舞的蜜蜂中，有32只（62%）宣传这个巢址。到7月22日上午，就在蜂群出发前不久，73只跳舞的蜜蜂全都（100%）开始宣传巢址G。据推测，巢址G是这个蜂群考虑的11个巢址中最佳的巢址，因为蜂群通常都会选择经过考虑的候选巢址中最好的那个（第五章）。因此，就蜜蜂通过建立共识来决策的体系而言，我们第一个关键的谜题是，在讨论中，侦察蜂对最佳巢址的支持越来越强，原因何在？

第二个突出的现象是所有对较差巢址的支持最终消失的方式，在图4.7中有所显示。我们可以看到，支持有时候很快丧失，例如东方的巢址A的情况。有时候，支持是逐渐丧失的，例如南方的巢址B的情况。但是，或迟或早，所有为较差巢址跳舞的蜜蜂都会失去对它们的兴趣，停止宣传它们。在遭拒巢址自身那里，也可以看到对它们的支持的减少。举个例子，图5.7显示，在阿普尔多尔岛进行的N中最佳实验中，到每次实验结束时，除去被选中的巢箱，其他所有巢箱处的侦察蜂的数量都基本降到了零。因此，关于蜜蜂建立共识的方式，第二个关键谜题是，在讨论的过程中，侦察蜂对较差巢址的支持逐渐消失，原因何在？

生气勃勃的舞蹈和没有干劲的舞蹈的较量

我们知道，一个蜂群包含约1万只工蜂，其中有数百只工蜂充当侦察蜂。我们还知道，一个蜂群的侦察蜂会确定几十个值得通过摇摆舞来宣传的巢址。每个候选巢址通常由一只侦察蜂发现。在勘察节孔、裂缝和其他适合筑巢的黑暗场所的过程中，这只侦察蜂偶然发现了这里。这意味着，在蜂群的决策过程中，被讨论的巢址不过是由几十只侦察蜂发现的。绝大多数侦察蜂之所以了解并看中一个特殊巢址，主要是在蜂巢的讨论中被争取过去的。在一只侦察蜂起舞宣传一个巢址后，被争取的侦察蜂会飞出去，确定被宣传的巢址的位置，然后进行独立的评估。如果在检查过后它比较满意，那么等它返回了蜂群后，也会为那个巢址跳舞。

鉴于这些关于侦察蜂的事实，我们可以把蜂群对其未来居所的民主选择视为一种选举过程。在这一过程中，有多个候选者（可能的巢址），有为不同的候选者做的竞选宣传（摇摆舞），有支持这个或那个候选者的个体（支持一个特殊巢址的侦察蜂），以及一群依然中立的个体（尚未支持哪个巢址的侦察蜂）。支持某个巢址的侦察蜂可以编排舞蹈，把中立的个体

转化为它们宣传的那个巢址的支持者。支持某个巢址的侦察蜂也有可能变成无动于衷的投票者，重新加入中立侦察蜂群体。如图所示，整个决策过程可以被描绘为把中立蜜蜂争取为不同巢址的支持者的一套积极的反馈循环，伴有一些支持者回到中立侦察蜂群体的“渗漏”（图6.1）。

那么很显然，如果以这种方式看待侦察蜂的讨论，要想最终成功地主导讨论，优质巢址的支持者必须尽其所能争取改变看法者，而这也许要通过在宣传它们的巢址的过程中显示最大的热情。这种情况发生了吗？更具体地说，当一只“传福音”的侦察蜂在用摇摆舞宣传一个潜在巢址时，为宣传它的巢址的绝对好处，它调整过其跳舞的力度了吗？如果所有的侦察蜂都如法炮制，那么质量最好的巢址就的确应该获得最有力的宣传。

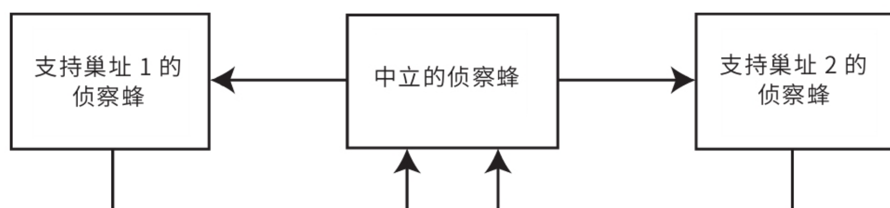


图6.1 侦察蜂有可能经历状态转变，从中立的侦察蜂到支持一个巢址的侦察蜂，然后又重新成为中立的侦察蜂。

这一情况真的发生过。第一个证据来自马丁·林道尔于1953年夏天做的观察。他在慕尼黑东辽阔的沼泽地里设置了一个人工蜂群，还在距离蜂群75米（约250英尺）的地方设置了两个木制空蜂箱。在实验的第一天，在劲风横扫的田地里，他的蜂群的侦察蜂迅速发现了他那两个蜂箱。回到蜂巢后它们表演出懒洋洋的舞蹈，来宣传它们的发现。慢慢地，在每个蜂箱那里，都聚集起一小群好奇的侦察蜂。到第一天结束时，林道尔已经为他的两个蜂箱总共标注了30个舞者。第二天，林道尔注意到蜂簇上有个特别有活力的舞者。事实证明，这个舞者在宣传一个舒适的地下洞穴。这个洞穴位于一个树桩的下面，这个树桩则处在一小片林地的一个角落。这个巢址被茂密的灌木覆盖，风根本吹不到，入口3厘米宽（直径1.2英寸），空洞容量30升（27夸脱）。尽管近期下过大雨，但空洞里面出奇地干燥。那是一个完美的蜜蜂家园！林道尔通常会杀死所有宣传非人工设置的新巢址的蜜蜂，但在这一天，他灵机一动，破例了一次。这只激动的蜜蜂被允许继续宣布它的发现。不到一个小时，其他热情洋溢的舞者也开始指示那个自然巢址。又过去一个小时，跳舞的侦察蜂开始一致支持这个巢址。很显然，它是这场讨论中的胜者。

虽然这只发现一流巢址的侦察蜂没有到访过林道尔的实验蜂箱，但它用一

种吸引眼球的舞蹈公布出它的发现。这一事实暗示，通过参照巢址优点的先天尺度，侦察蜂能够判断一个巢址的绝对品质。此外，与那些宣传两个蜂箱巢址的蜜蜂相比，宣传树桩巢址的第一个舞者及其追随者所跳舞蹈更为热烈。这暗示，侦察蜂的舞蹈不仅提供的是巢址位置的信息，还提供了巢址质量的信息。他这样总结他的观察说："最生气勃勃的舞蹈指示的是一个质量一流的巢址，二流的家园是由懒洋洋的舞者宣布的。"

用舞蹈的力量表现巢址质量

蜜蜂蜂群做的优质决定极其依赖根据巢址质量调整舞蹈力度的侦察蜂，因此宣传优质巢址的侦察蜂能够吸引更多的支持者。然而，直到2007年夏天，我才认真观察了巢址侦察蜂怎样通过它们的摇摆舞，提供关于巢址质量的信息。我多年前就意识到，在这一重要的课题上，林道尔只进行过一些初级的观察。因此，我早就知道，需要更具说服力的证据。然而，进一步的研究却被我一拖再拖。

我之所以让研究中的这个大洞开了这么久，是因为对林道尔主张的东西是正确的这件事毫不怀疑，即：较好的巢址引发较强的舞蹈。这无疑和我在各处所观察到的东西一致。举个例子，我经常注意到，有些侦察蜂表演的舞蹈比其他侦察蜂时间长、力度大。我之前在阿普尔多尔岛上进行了五选一最佳实验，看到侦察蜂要么为40升的巢箱起舞，要么为15升的巢箱并肩表演舞蹈（见第五章，"蜜蜂的思维之窗"），看到报告较好巢址的蜜蜂表演了较强的舞蹈。不仅如此，就一个蜜蜂群落如何聪明地在花蜜源中部署它的觅食蜂（一种团体决策过程，依赖一个群落的觅食蜂为各种花蜜源做分级广告），我和其他人此前做过研究，发现一只蜜蜂发现的花蜜源越富饶，它返回蜂巢、宣传那个花蜜源时跳的舞蹈循环次数就越多。简言之，花蜜源越富饶，摇摆舞的力度越大。我们还发现，一只跳舞的蜜蜂如何根据花蜜源的富饶程度，来调整它跳的舞蹈循环的次数。它通过调整舞蹈的两个方面来做到这一点，一是舞蹈循环产生的频率（R，每秒舞蹈循环的次数），二是舞蹈循环制造的持续时间（D，多少秒）（见图6.2）。一只跳舞的蜜蜂的宣传所制作的舞蹈循环的总量（C，表示舞蹈循环）是它的舞蹈频率和持续时间的产物（$C=R\times D$）。因此，与较匮乏的花蜜源相比，比较丰富的花蜜源引发比较活跃（较高的R）和持续时间较长（更大的D）的舞蹈。这些关于花蜜源觅食蜂的发现完全符合林道尔的报告，即：巢址侦察蜂用"不太上心的舞蹈"宣布较差的巢址，而那些支持优质筑巢地的侦察蜂"则诉诸活跃、持续时间长的舞蹈"。

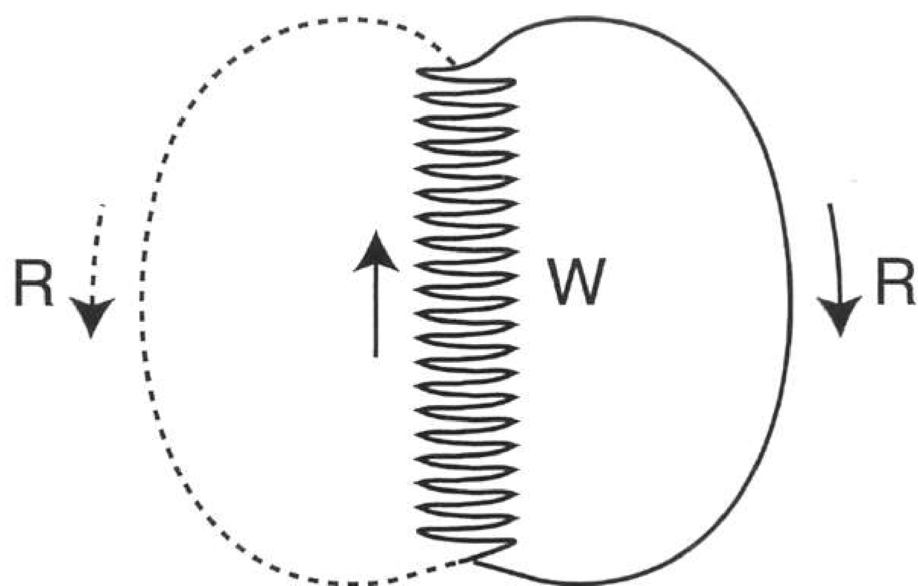


图6.2 表演摇摆舞的蜜蜂的运动模式。每个舞蹈包含一系列舞蹈循环。每个舞蹈循环都包含一个摇摆轮（W）和一个返回轮（R，左右交替）。摇摆轮的持续时间取决于目标（食物源或巢址）的距离。返回轮的持续时间取决于目标的可取程度。随着目标可取程度的增加，返回轮持续时间提高，舞蹈显得更活跃。

然而，2007年，我在我对蜜蜂寻家过程的研究中发现，为了搞清楚侦察蜂怎样在它们的舞蹈中给巢址质量编码，我还需要获得实实在在的定量信息。为做到这一点，我们需要在阿普尔多尔岛上的受控条件下工作。我之所以说“我们”，是因为在这一项目上，我有两个合作者，分别是康奈尔大学的研究生马里耶勒·纽瑟姆（Marielle Newsome）和来自里弗赛德（Riverside）的加利福尼亚大学的行为生物学家柯克·菲斯海尔（Kirk Visscher）。马里耶勒曾经和她父亲养蜂，并前往密歇根大学研究生院研究昆虫行为，因此她很愿意协助。柯克和我在研究蜜蜂的工作中长期合作，可以追溯到我们都在哈佛上学时期。他一直是最佳的潜在伙伴，聪明、多才多艺、脾气好、干劲儿很足。

我们的计划要求把一个人工蜂群安置在阿普尔多尔岛的中心，还要安置两个巢箱。这两个巢箱距离蜂群250米（820英尺），但彼此相距只有大约40米（130英尺）。这样一来，蜂群的侦察蜂就很有可能同时发现这两个

巢箱（图6.3）。一个巢箱提供了优质（40升）的巢穴，而另一个里放的是一个质量一般（15升）的巢穴。对于最先出现在每个巢箱处的5~7只侦察蜂中的每一只，当它出现在“它的”巢箱时，我们用一个数据记录器来记录它；当它在蜂群那里时，我们用一台摄像机来记录它，并且还要记录它为宣传它的巢址所跳舞蹈的强度。晚上，我们会对录像记录进行分析。这种分析将揭示每只侦察蜂跳舞的时间，以及它制造过多少舞蹈循环。刚开始的时候，执行这一实验步骤似乎让人泄气。这是因为，要考察个体侦察蜂的行为模式，就需要每只侦察蜂刚在这个或那个巢箱处被看到，就被识别得清清楚楚。我预料这需要我们费力地准备蜂群，给里面的每只蜜蜂都标上个体标记（见图4.5）。我们当时无法提前知道，在一个蜂群的数千只蜜蜂里，最先出现在我们的巢箱处的是哪一只，因此我们无法事先仅给最初那几只先驱侦察蜂贴上标签。



图6.3 马里耶勒·纽瑟姆记录个体侦察蜂对一个巢箱的到访。这个巢箱被安置在橙色的棚子里。在背景里，隔着40米的距离，柯克·菲斯海尔在第二个巢箱那里做同样的事情。

幸运的是，关于我们的侦察蜂的身份证问题，柯克有一个巧妙的解决办法。在此前的一次研究中，他发现研究人员可以在一只侦察蜂到访一个巢址期间，给它涂上漆点识别标志，同时不让它感到苦恼。为了做到这一点，在看到一只侦察蜂调查巢箱的内部时，他用一张捕虫网盖住了巢箱的

入口。当侦察蜂一分钟左右后出来并飞入网里，他会在粗网格织网材料的褶皱之间摁住它。接下来，他会透过织网材料，把漆点标志涂到它的胸部，同时小心翼翼，不让漆沾染它的翅膀（图6.4）。最后，他会在巢箱入口附近蜜蜂被抓住的地方将其释放。令人惊奇的是，尽管有了这样奇怪的经历（一次真正的由陌生者实施的绑架），但侦察蜂没有显示出任何不安的迹象，刚获释就重新开始了对巢箱的勘察。

在7月的大部分时间里，我们都在阿普尔多尔岛上工作，做了7次实验，成功地观察到分别有41只、37只侦察蜂宣传40升的巢箱和15升的巢箱。在做这种实验的过程中，我们首先注意到的是，侦察蜂报告其各自的巢址最多用时几个小时；一只侦察蜂的报告通常分散在数次返回蜂群的过程中。在图6.5中，我们可以看到侦察蜂行为的这些特点。图6.5显示了在2007年7月17日的实验中被观察的11只侦察蜂的记录。我们看到，第一只侦察蜂（被涂上了红点，因此被称作红色）于上午9点33分在40升巢箱处现身。然后，红色花了大约10分钟的时间，考察了巢箱内外，然后飞回蜂群，激动地用一场摇摆舞宣布了它的发现。这场摇摆舞持续了6分钟，包含162次摇摆轮。接下来，它又飞离蜂群，于上午10点左右再次出现在40升的巢箱那里，并且在那里又度过了10分钟，于上午10点10分返回蜂群。这次，红色在蜂群的表面爬行了约6分钟，但没有表演摇摆舞。实际上，尽管在10点16分到10点26分期间，它再次考察了巢箱，但它唯一一次表演的舞蹈就是它第一次返回蜂群期间表演的舞蹈。那次舞蹈极其热烈，持续时间很长，包含162次舞蹈循环。我们还注意到，在大约上午10点30分后，红色甚至不再到访巢箱。因此，令人好奇的是，在发现40升的巢箱并用热烈的摇摆舞宣布它的重要发现约1个小时后，红色丧失了热情，不再为它优质的巢址表演舞蹈，也不再到访那里。（侦察蜂停止宣传、到访一个预期巢址，情况究竟怎样，原因何在？我们稍后将在这一章中探讨这个问题。）在上午剩余的时间里，红色一直悬挂在蜂群上，有时候慢慢爬行，但绝大多数时间坐着一动不动。除了它闪亮的鲜红色漆点，它已经和绝大多数安静的成员混在了一起。

图6.4 一只用漆点标记过的侦察蜂。漆点位于它的胸部。标记过程使用了一张粗网格的捕虫网。

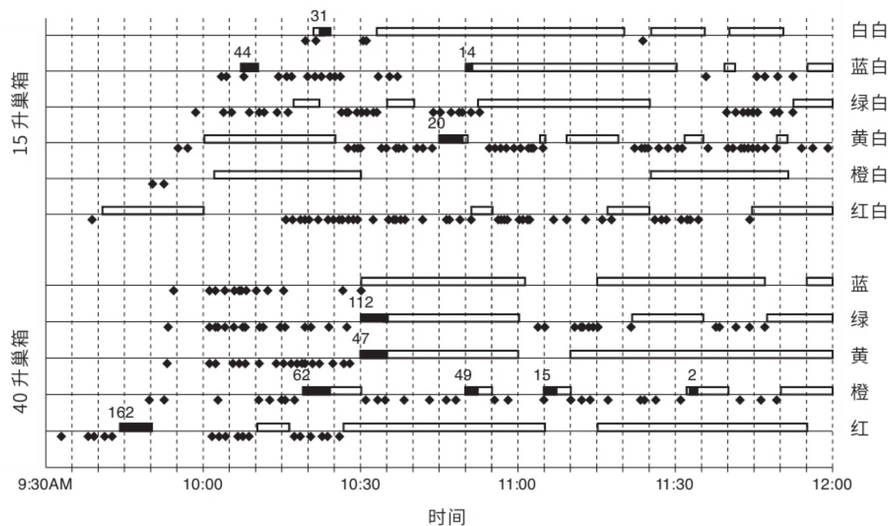


图6.5 11只侦察蜂的活动。它们分别报告了15升或40升的巢箱。在每只蜜蜂的水平时间线上，黑色钻石块指示的是蜜蜂在巢箱处的情况，白色条显示的是在蜂群处度过的时间，白色条中的黑色条指示的是表演摇摆舞的时

间，黑色条上的数字表示的是被表演的舞蹈循环的次数。

从图6.5所显示的另外10只侦察蜂的活动记录中，我们可以看到，红色的行为是有其典型性的。无论是到访40升巢箱（优质）的蜜蜂还是到访15升巢箱（质量一般）的蜜蜂，蜜蜂到访其潜在居所的模式基本上是一样的。每只蜜蜂对巢箱的首次调查都持续约5～35分钟，然后飞回蜂群，在那里度过5～30分钟，通常用摇摆舞宣布那个巢址。接着它重访那个巢箱并停留10～30分钟，然后再返回蜂群停留5～40分钟，也许会再次表演摇摆舞。在蜂群和巢箱之间来回穿梭的过程通常会再持续1个小时左右。在此期间，侦察蜂首先丧失了宣传那个巢址的动力，后来甚至丧失了到访那个巢址的欲望。

我们从这一阶段工作中获得的主要发现是，就侦察蜂宣传它们的巢址的强度而言，或者换句话说，就一只侦察蜂在退出积极的侦察活动之前所制造的舞蹈循环的总量而言，来自优质巢箱（40升）的侦察蜂和来自质量一般的巢箱（15升）的侦察蜂存在明显差异。正如图6.6所显示的那样，每个团体中的侦察蜂变化很大，但就每只侦察蜂平均制造的舞蹈循环的总量而言，支持40升巢箱的侦察蜂要高于支持15升巢箱的，二者之比为89:29。此外，在第一次到访巢址的过程中，这些侦察蜂似乎显然能够分辨巢址的质量高低，因为在首次返回蜂簇后，考察过40升巢箱的侦察蜂有76%（41只中有31只支持）用舞蹈做了宣传，但考察过15升巢箱的侦察蜂只有43%（37只中有16只支持）跳起舞蹈。

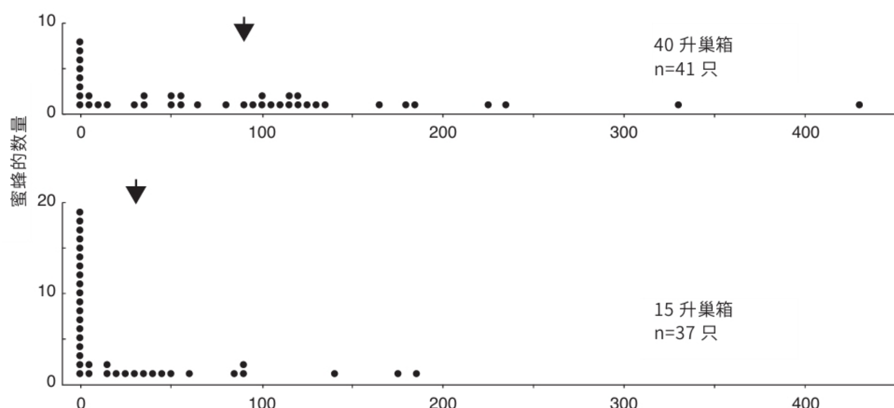


图6.6 就报告过40升或15升巢箱的侦察蜂而言，每只侦察蜂制造的舞蹈循环的次数分布。横轴所显示的数字是蜜蜂多次返回蜂群期间制造的所有舞蹈循环的总次数。黑色箭头显示的是两次分布的平均值。

刚开始，我们对发现侦察蜂对它们的巢址报告强度有这么大的变化（“噪音”）感到吃惊，因为蜜蜂对高质量和低质量巢址报告的大体分布与宣传这两个巢址的舞蹈强度的分布大多重叠。只是就平均值而言，质量较高的巢址会引发循环次数更多的舞蹈。然而，稍加思索，我们就意识到，就作为一个整体的蜂群而言，每个候选巢址的报告同时被传达给了很多蜜蜂。因此，尽管个体层面的对巢址质量的报告是嘈杂的，但蜂群层面的对巢址质量的报告却是清晰的。换句话说，在团体层面上，对质量不同的选项的报告强度存在显著差异。蜂群层面的报告相对于个体层面的报告的优势在下文中得到了证明。如果你从图6.6所显示的两种分布的每一种中随机抽取一只蜜蜂的报告，然后一再重复这一行为，就会发现，只是大约在80%的时间里，对40升巢箱的宣传才强于对15升巢箱的宣传。这证明，一只考察过较好巢箱的侦察蜂做的报告并不是永远强过一只考察过较差巢址的侦察蜂做的报告。但是，如果你从那两种分布的每一种里随机抽取6只蜜蜂的报告，并且比较这两组蜜蜂的舞蹈循环总量，然后一再重复这种行为，就会发现，对40升巢箱的总宣传不仅在80%的时间里强于对15升巢箱的宣传，而且在全部的时间里也是如此！这显示，6只来自较好巢址的蜜蜂做的集体宣传将永远超过来自较差巢址的6只蜜蜂。因此，如果一个蜂群发现自己要在诸如我们的40升和15升巢箱这两个可接受候选巢址之间做出选择，那么较好巢址的说服力（为一个巢址制造的舞蹈循环总量）会比较强。

只要宣传每个选项的蜜蜂都有多只，那么团体层面对巢址质量的信息的报告就干净利落地解决了个体层面对这一信息的报告的嘈杂问题。但是，在决策过程开始的时候，当时侦察蜂刚刚开始发现、调查、报告潜在的巢址，报告每个巢址的将仅有几个蜜蜂，因此侦察蜂报告中的噪音刚开始仍是一个严重的问题。当每个潜在的巢址都被发现时，源自个体层面的巢址报告中的噪音导致决策错误的可能性尤其大，因为如果发现一个巢址的侦察蜂未能用摇摆舞报告它，那么那个巢址就不会进入侦察蜂的讨论。说真的，除非另外一只侦察蜂碰巧发现并报告那个巢址（而这基本上是不可能的），否则蜂群就不会注意到那里。要想解决这个问题，就需要让每只发现某个巢址的侦察蜂都有可能报告它们发现的巢址，从而让那些巢址加入讨论。不可思议的是，蜜蜂好像正是这么做的。在我们做的每次实验中，马里耶勒、柯克和我发现，首先发现两个巢箱的那两只侦察蜂在返回蜂群后，几乎总是（概率为0.86）表演摇摆舞；反之，后来到访的侦察蜂可能是被招募过去的，表演摇摆舞的可能性比较小（概率为0.55）。我们不知道是什么赋予了最先发现巢箱的侦察蜂那么强烈的跳舞动机，也许是每个侦察蜂自己发现巢址的经历，或自己调查巢址的经历，而非跟随另外一只侦察蜂的舞蹈去发现它。然而，这种“发现者应该跳舞”的规则并非不会出错。我们曾经做过五中选优的实验，实验中的蜂群都将面对5个选项（1个40升的巢箱和4个15升的巢箱）。我们发现，其中一个蜂群就未能选择最

佳的40升选项，因为两只独立发现它的侦察蜂都没有用舞蹈报告它（见图5.7）。结果，蜂群“忽略了”那个优秀的选项，最后选择的是一个质量一般的选项。

2007年7月，侦察蜂的另一个重要特点引起了我们的注意，即：尽管我们的两个巢箱相距仅40米（130英尺），蜜蜂飞行仅需10秒钟就可抵达，但每个被标记过的侦察蜂都只到访过其中的一个。侦察蜂的这种巢址忠诚值得注意，因为它进一步支持了林道尔的怀疑，即：当一只侦察蜂评估一个预期巢址时，它基于一种天生的（基因上可以说明的）巢址优点尺度，对巢址的绝对质量做出评估。换句话说，它没有把一个巢址和它到访过的其他巢址进行比较，从而对那个巢址的相对质量进行评估。由于我们准备的蜂群来自近期没有分群的群落，我们可以确定，在来到阿普尔多尔岛之前，我们的蜜蜂没有充当侦察蜂的经历。此外，由于我们没有看到它们中的任何一只到访过一个以上的巢箱，可以确信它们没有对巢箱进行比较。虽然如此，与那些到访质量一般的巢箱的侦察蜂相比，到访优质巢箱的侦察蜂跳的舞蹈更加热烈。很显然，对何为理想家园，工蜂拥有先天的知识；它也拥有先天的能力，来断定它调查过的巢址的绝对质量。这并非牵强附会的主张。各种对工蜂的研究已经证明，当一只对花朵缺乏经验的蜜蜂去搜寻花朵时，它自发地喜欢一些有复杂形状、特定颜色（例如，更喜欢紫罗兰色，而非绿色）、特定气味（花的，而非不是花的）的目标。这种对花的线索的先天知识自然地把新的觅食蜂的注意力引向了花朵。

最后，需要强调的是，几乎可以肯定，在评估一个巢址的过程中，侦察蜂没有进行有意识的思考，而是有可能无意识地利用它的神经系统，整合各种与空穴大小、入口高度等相关的感官输入，产生了它对巢址总体优势的感觉。也许，对一只无家可归的侦察蜂而言，发现一个可取的树穴自会感到快乐，就像一个人饱餐了一顿。

强者恒强

在讨论的过程中，侦察蜂对最佳巢址的支持越来越强。至于个中原因，关键在于最佳巢址的支持者对它的宣传力度最大。准确地说，正如我们已经看到的那样，来自最佳巢址的侦察蜂产生的平均舞蹈循环次数最大（图6.6）。不仅仅实验中是这种情况，自然中也是如此。不妨再考虑一下图4.7中描绘的侦察蜂讨论。在这场讨论中，巢址G之所以胜出，可能是因为它是最佳的候选巢址。在整个讨论中，宣传巢址G的蜜蜂产生的平均舞蹈循环次数最大。举个例子，7月20日，从下午3点到5点，巢址A、B、D、G之间竞争激烈，宣传这4个巢址的侦察蜂产生的平均舞蹈循环次数分别为59、29、42、74次。同样地，在第二天上午，从上午9点到11点，竞争收窄到巢址B和G之间，宣传这两个巢址的侦察蜂产生的平均舞蹈循环次数分

别为16、24次。（注意：由于天气在晚上变差，这个上午蜜蜂的跳舞强度仅有前一个下午的一半左右。实际上，在上午结束时还下了暴雨。如果天气寒冷或有暴风雨，蜜蜂一向会延缓寻家过程。）

由于最佳巢址激励它的支持者最为热烈地跳舞，于是在把中立的蜜蜂争取过来上，它的支持者平均成功率最高。此外，在争取更多的支持者上，由于已经被争取过来的支持者同样拥有平均最高的成功率，质量不同的巢址的支持者数量的差异会呈指数级增长。总体来看，一个支持者团体将最终战胜其他团体。这正是我们已经在蜂群蜜蜂的讨论中看到的模式（见于图4.6和4.7）。

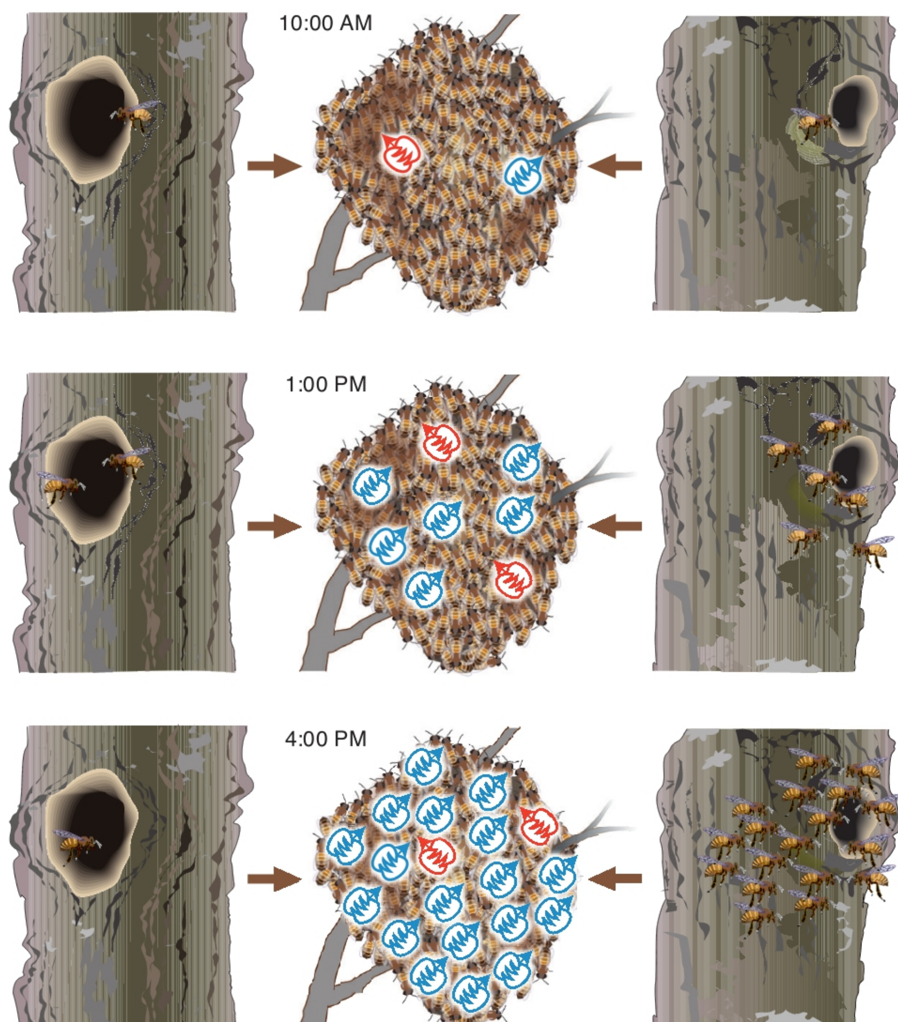


图6.7 侦察蜂根据巢址质量调整摇摆舞的强度，从而在支持最佳巢址的侦察蜂间达成共识。在这里，两只侦察蜂几乎同时发现了两个潜在巢址，一个入口大（左），另一个有更可取的小入口（右）。两只侦察蜂之后都返回蜂群并表演了摇摆舞，但考察过右边那棵树的侦察蜂的摇摆舞循环（蓝色符号）是考察过左边那棵树的侦察蜂（红色符号）的3倍。其结果是，在三个小时后，支持右边那棵树的侦察蜂的数量增加了6倍，而左边那棵树仅增加了两倍，并且大多数跳舞的蜜蜂青睐右边那棵树。又过了3个小时，考察右边那棵树的侦察蜂激增，支持它的舞蹈次数数不胜数，差不多已经把左边那棵树排除出讨论。

就两个质量不同的巢址的基本情况，图6.7揭示了这种模式的运作方式。右边的优质巢址，由于其入口小而更为可取，激发了其支持者以平均90个舞蹈循环来宣传它（就像我们的40升巢箱那样，见图6.6）。左边的巢址由于入口大而质量一般，引发它的支持者做出平均30个舞蹈循环（就像我们的15升巢箱那样）。那两个巢址在上午10:00被同时发现，并且每个巢址都是由一只侦察蜂单独发现的。在头3个小时里，发现巢址的两只侦察蜂分别跳了90个循环和30个循环，因此两个巢址的相对说服力（总的宣传量）是3:1。如果我们假设8只中立的侦察蜂被争取过来支持那两个巢址，并且和对每个巢址的宣传力度成正比，那么到下午1点，将有6只侦察蜂支持优质巢址，2只支持质量一般的巢址。（到了下午1点，那两只最初发现巢址的侦察蜂将已经停止宣传和到访巢址。）那么，在接下来的3个小时里，会发生什么呢？支持优质巢址的6只侦察蜂将产生总量为540个的舞蹈循环（6只蜜蜂×每只蜜蜂90个舞蹈循环），而支持质量一般的巢址的2只侦察蜂将产生总量为60个的舞蹈循环（2只蜜蜂×每只蜜蜂30个舞蹈循环）。这样一来，在第二个时长3小时的时间里，两个巢址的相对说服力就变成了9:1。如果20只中立的侦察蜂被争取过来支持两个巢址（现在被争取过来的蜜蜂开始增加，因为宣传的力度在增加），并且和对每个巢址的宣传力度成正比，那么到了下午4点，支持优质巢址的侦察蜂将会达到18只，而支持质量一般的巢址的侦察蜂仍只有2只。于是，我们可以看到，尽管讨论刚开始两个巢址的支持率为1:1，但3小时后变成3:1，又过3小时后达到9:1。我们还可以看到，如果讨论继续下去，要不了多久，优质巢址就会全面主导讨论，就像在自然界中发生的那样。

蜜蜂构建共识的一个奇特之处是，一个巢址的支持者对讨论的主宰完全能够被宣传各个巢址的平均力度的不同推动。你也许会认为，在跳舞的蜜蜂中构建共识也许需要被转化成支持者的中立侦察蜂关注不同类型的宣传，忽视代表较差巢址的较弱宣传。但是，实际上，中立的侦察蜂不需要有选择地跟随。在刚刚举的那个例子里，中立的侦察蜂严格按照为两个巢址跳舞的量的比例，成了它们的支持者。就好像一只中立的侦察蜂只是在蜂群的表面闲逛，跟随它碰到的第一支舞蹈，被争取到了这支舞蹈宣传的巢址，然后成为那个巢址的支持者。尽管我们不知道跟舞侦察蜂是不是真的这样行事，但的确有证据证明，它们并非有选择性地跟随宣传特定巢址的舞蹈，而是随机地跟随舞蹈。

证据来自一个实验结果。这个实验是由柯克·菲斯海尔和斯科特·卡玛赞（Scott Camazine）做的。卡玛赞是我们的一个共同朋友，是有天赋的医生、自然摄影师，也非常痴迷于蜜蜂。加利福尼亚因迪奥东边的沙漠缺少大树，蜜蜂的自然家园稀少，于是在1995年12月，柯克和斯科特在那里设置了两个人工蜂群（一次一个）和两个巢箱。这两个巢箱引起了他们设置的蜂群的侦察蜂的兴趣。然后，柯克和斯科特给为两个巢箱中的一个表

演过舞蹈的侦察蜂标上个体识别标记，并且录制了所有舞蹈，以及在每个蜂群决策过程中跟随出现的舞蹈。然后，他们查看了录像，想看看在他们标记过的舞者中，有哪些最后成为跟舞者。他们想知道每个跟舞者是否有选择性地跟随宣传那个它以前没有到访或宣传过的巢箱的舞蹈起舞，想看看它是否因此做了某种“比较购物”。值得注意的是，他们发现，那些后来宣传两个巢箱的舞蹈跟舞者只是和宣传两个巢箱的舞蹈总量成正比。这样看来，这些蜜蜂只是随机地选择跟舞，再没有做任何更为复杂的事情。

于是，我们看到，参加讨论的侦察蜂只是用了一个简单的办法来构筑共识，即：潜在居所越好，侦察蜂为支持它所跳的舞蹈越强，它们在争取居所的支持者方面效率越高。每个居所的新支持者自己到访并评估它，从而检查它以前的宣传者的“主张”，避免未经检验的信息像谣言那样传播，然后它们同样用舞蹈宣布它，根据它们的评估决定舞蹈的强弱。由于最佳巢址的积极反馈（被争取者的争取）最强，它的支持者就逐渐开始主导讨论。然而，完全的一致不仅要求对最佳巢址的支持逐渐增加，也要求对较差巢址的支持逐渐消失。我们接下来将要看看对较差巢址的支持怎样消失。

异议的消失

对一个正在讨论多个选项的团体来说，要想达成一致，那些刚开始支持那些最终落选选项的团体成员最终都必须撤销其投出的选票，要么转而支持获胜的选项，要么彻底退出讨论。简言之，异议必须消失。我们已经看到，蜂群上的侦察蜂的舞蹈讨论发生了这样的情况（见图4.6、4.7），例如每只为被拒绝的巢址跳舞的蜜蜂最后都停止继续舞蹈，但我们尚未看到这究竟是怎样发生的。回到20世纪50年代初期，林道尔曾试图解开这个关于蜜蜂建立共识的过程的重要谜团，但他从未完全解开它。他似乎青睐一种想法，即：只有当一只侦察蜂了解到一个更优越的巢址并且转而为这个巢址跳舞，才会停止它对前一个巢址的支持和舞蹈。他是这么表达这个想法的：

那些只能发现较差巢址的侦察蜂会轻易转而支持一个不同的巢址。即使它们最初为“它们的”巢址跳舞，也会逐渐减少舞蹈，明显变得对其他侦察蜂生气勃勃的舞蹈更感兴趣，并最终起飞，去考察另外一个巢址。在它们的调查参访中，它们可以比较它们的巢址和那个新巢址。如果后者真的更合适，那么从此时起，它们也会在蜂簇上为它跳舞。通过这种方式，侦察蜂的所有兴趣都逐渐被集中到所有巢址中最好的那个巢址上。

就侦察蜂如何停止为其原先支持的巢址跳舞，这一假说中包含两个关键元素。其一，侦察蜂会比较它的巢址和一个新巢址（它被其他蜜蜂生气勃勃

的舞蹈争取了过去）。其二，如果它发现新巢址更优越，就转而为那个新的、较好的巢址跳舞。因此我们可以将此称为异议的消除的比较-转变假说。这肯定是个貌似真实的假说。毕竟我们人类在讨论中通常就是这样解决分歧的。团体成员提出各种行动路线，个体听取并比较各种提议，那些最初青睐一个失败提议的个体最后改变自己想法，转而支持获胜的提议。我怀疑，当林道尔试图理解侦察蜂达成一致的方式时，是通过和人类的构筑共识类比来推理的，因为他描述说，那些蜜蜂没有继续“固守它们最初的决定”，“它们的头脑被改变了”。

尽管林道尔着重用比较-转化假说来解释侦察蜂中异议的消失，但也报告过一些与这一假说不完全一致的观察。例如，他写道，“目前仍不清楚那些发现一个较差巢址的侦察蜂为何会随着时间推移放弃为那个巢址舞蹈，尽管它们的巢址没有任何变化，也没有调查任何新的住所可能性”。很显然，他已经观察过一些例子。在这些例子中，甚至就在一只侦察蜂了解另外一个巢址之前，即在它可以把它的旧巢址和一个新巢址加以比较之前，侦察蜂就已经停止为一个巢址跳舞。实际上，在其1955年的杰出著作中，林道尔收录了一份非常详细的关于一只侦察蜂的记录。这只侦察蜂先是停止为一个巢址跳舞，然后在蜂巢上停留了近两个小时，才开始跟随把它指引向第二个巢址的舞蹈起舞（图6.8）。这清楚地表明，有时候，一只侦察蜂会在没有把一个巢址和另一个巢址进行比较之前，就停止为另一个巢址跳舞。

这一关于侦察蜂如何停止为失败的巢址舞蹈的假说有两个关键元素。其一，蜜蜂并不把它的旧巢址和新巢址加以比较；其二，它并不转而为一个新的、更好的巢址跳舞。实际上，它只是丧失了为一个巢址跳舞的动机，变得安静，甚至不到访它的巢址。因此，我们可以将此称为异议消除的退出-休息假说。

对于一个问题，只要有两个彼此竞争、互相排斥的假说，就可以通过识别两种假说针对某种现象做了截然不同的预言，来判定哪种是错误的。然后，你走出去，观察那一关键的现象，看看哪种假说没有正确预言你观测到的东西。你马上就会知道，这种假说是错误的。这种“强推论”程序听起来也许有些深奥，但我们一直都在做这样的事情。举个例子，如果你打开一个房间的电灯开关，灯没亮，你会猜想原因也许是（假说1）灯丝烧断了，或者（假说2）刚好停电。如果是前者，你就会预言另一个房间的灯会亮；如果是后者，你就会预言它们不亮。于是，你检查另一个房间里的灯，发现它们亮，那么你马上就会知道，停电的假说是错误的。

就跳舞的侦察蜂如何消解彼此的异议，有比较-改变假说和退出-休息假说。为辨别这两种假说，我将利用一种事实。即：相对于侦察蜂何时跟随为另一个巢址所跳的舞蹈，这两种假说就侦察蜂何时停止为一个失败的巢

址跳舞做出了截然不同的解释。比较-转化假说得出的一个关键结论是：只是在已经跟随了为另一个巢址所跳的舞蹈（然后确定这个地点的位置，把它和它目前支持的巢址进行比较）后，侦察蜂才会停止为一个失败的巢址跳舞。相形之下，退出-休息假说的一个关键结论是，甚至还没有跟随为另一个巢址所跳的舞蹈，侦察蜂就会停止为一个失败的巢址跳舞。检验这两个结论很容易，就是再设置几个蜂群，不过一次仅设置一个，给最先在每个蜂群上跳舞的几只蜜蜂涂上鲜艳的漆点，然后只要这些蜜蜂在蜂群中，就持续地观察它们，看看它们何时跳舞，何时停止舞蹈，何时（如果有的话）跟随其他蜜蜂起舞。我把注意力集中在每个蜂群上最先出现的那几个舞者上，因为我从窃听到的侦察蜂的讨论中了解到，早期的舞者一般会宣传失败的巢址。

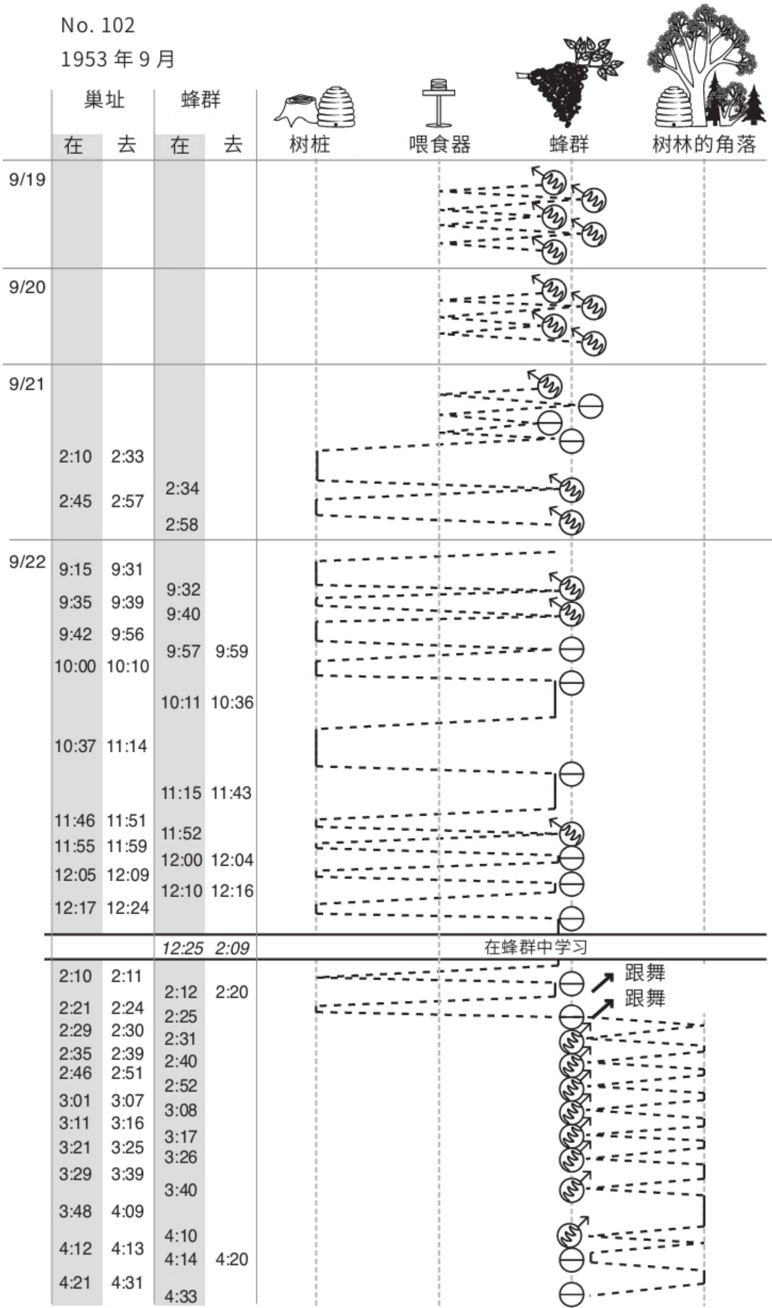


图6.8 来自102号蜂群蜜蜂的生活记录。它最初充当觅食蜂，然后成了一

只侦察蜂。它最先宣传过位于树桩旁的一个巢址（空穴），然后转而宣传位于一片树林边的另一个巢址（空穴）。虚线显示飞向或飞离蜂群的飞行。实线指示在蜂群或一个巢址那里度过的时间。一个圆套一条波浪线代表一次舞蹈，箭头显示舞蹈所指的喂食器或巢址。蜂群出发时没吃饱，因此一些蜜蜂（例如102号）最初从一个喂食器那里觅食。随着蜂群吃饱了，它们变成了懒惰的觅食者。最后，它们开始侦察巢址。

由于我需要观察我关注的起舞或跟舞的所有蜜蜂，因此只让自己在每个蜂群上标记几只（4~8只）侦察蜂。相应地，这意味着，我需要在几个蜂群上重复整个观察程序，以获取数量足够的蜜蜂的数据。这一工作的进展会比较缓慢，但对我来说还不错。我知道，持续观察蜂群上的小小的一群色彩亮丽的侦察蜂，注意每只蜜蜂的所有来和去，注意它的所有舞蹈制作和跟舞，直到蜂群选出了它的新家，不仅令人愉快，也很有价值。在户外密切地观察蜜蜂总是能带来令人激动的发现。

我观察了6个蜂群里的37只侦察蜂。这要求总时长66个小时的连续观察。正如预料的那样，绝大多数（31只，84%）侦察蜂最先宣传的是一个最终被拒绝的巢址，只有几只（6只，16%）侦察蜂最先宣传的巢址最后被它们的蜂群选择为未来家园。在31只一开始支持一个失败巢址的蜜蜂中，27只在蜂群决策结束前停止了对它们的巢址的宣传；另外4只也是如此，因为到蜂群结束其决策时，它们的舞蹈力度已经变得微弱。那么，关键的问题是，27只停止支持一个失败巢址的蜜蜂是怎样做到这一点的呢？它们是在为其他巢址宣传后还是之前就已经停止跳舞的？图6.9显示出一个蜂群上的3只蜜蜂的行为方式。这个蜂群选择了南面的一个巢址作为它的新家。我们看到，第一只蜜蜂红色在第二次返回蜂群时停止了为西方的一个失败的巢址跳舞，在此之前它没有跟随为另一个巢址跟舞。同样地，第二只蜜蜂粉色在第三次返回蜂群时停止为西南方的一个失败的巢址跳舞，并且也是在没有为另一个巢址跟舞之前就这么做了。直到它第四次飞回了蜂群，才为一个西方的巢址跳了5个舞蹈循环，并且有可能了解到一个替代巢址的情况。最后，第三只蜜蜂橙色在第五次返回蜂群时停止为一个东方的失败巢址跳舞，并且正如红色和粉红色那样，它这样做之前并没有为另外一个巢址跟舞。因此，这三只蜜蜂都是在没有跟舞之前停止它们的舞蹈的。它们的行为是典型的。在27只感兴趣的蜜蜂中，26只（96%）在停止为它们失败的巢址跳舞前没有为其他巢址跟舞，只有1只（4%）在停止为一个失败的巢址跳舞前跟舞。在27只蜜蜂中，只有1只在停止为一个失败的巢址跳舞前为另外一个巢址跟舞。这一发现显示，比较-转变假说是不正确的，至少对绝大多数侦察蜂而言是这样。这些结果也让我们更加相信退出-休息假说是正确的。

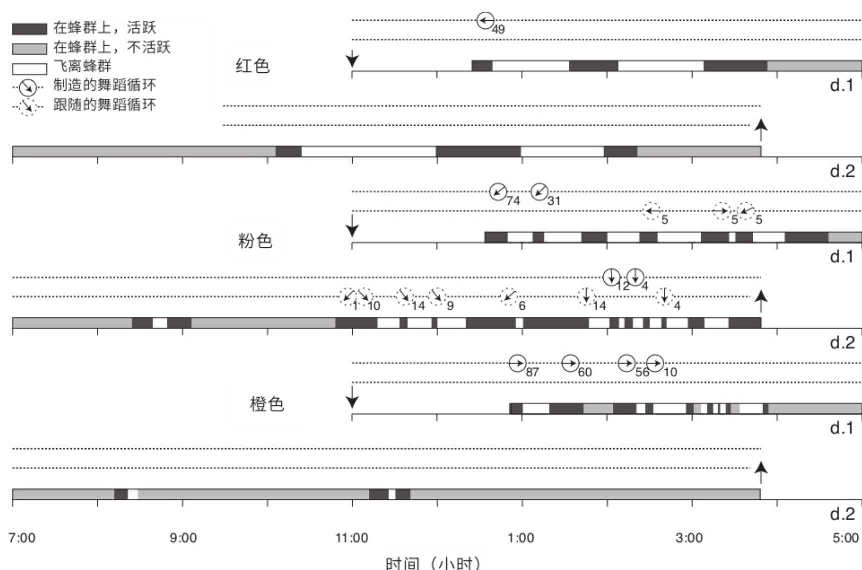


图6.9 为3只侦察蜂绘制的示意图，显示了每只侦察蜂何时飞到或飞离蜂群，以及每当它在蜂群中时，它制造或跟随了多少舞蹈。在此显示出每只蜜蜂两天的历史。在这两天里，蜂群选择了它未来的家园。每只蜜蜂记录起始处的大箭头指示蜂群安顿下来和起飞的时间。每个套着一个小箭头的圈都指示了一只蜜蜂制造或跟随的一段舞蹈，箭头的方向指示巢址的指南针方向（直直地向上指的箭头代表北方，等等）。套着一个小箭头的圈旁的数字显示的是蜜蜂制造或跟随的舞蹈循环的次数。

那么，是什么原因导致那些为被拒绝的巢址跳舞的舞者停止宣传它们这些巢址？很显然，在这么做之前，绝大多数舞者并没有碰到一只为另外一个巢址热烈起舞的蜜蜂并受到后者的激励，绝大多数舞者在跟舞之前就停止了跳舞。很有可能的是，这些舞者之所以退出对被拒绝的巢址的宣传，是受到一种内在的神经生理学过程的驱动。这一过程导致每只侦察蜂逐渐地、自动地丧失了为一个巢址跳舞的动机，甚至是为一个优质巢址跳舞的动机。这样一种过程能够促进侦察蜂的共识构建，因为每只蜜蜂的舞蹈的自动消失会防止决策过程陷入倔强的舞者集团为两个或以上的巢址死掐而导致的僵局。这或许还能帮助舞者以比其他方式更快的速度达成一致，因为如果赋予每只蜜蜂一种自动丧失对任何特定巢址的兴趣的倾向，就会让它们在参与决策时保持高度的灵活性。

侦察蜂真的有一种内在驱动机制，使其停止为任何特定巢址跳舞吗？在检

验比较-转变假说、退出-休息假说时，我观察过37只侦察蜂，发现了这方面的一个证据。我注意到，在一再飞回蜂群的旅程中，每只蜜蜂都降低了它跳舞的力度。举个例子，在图6.9中，我们看到，蜜蜂红色的舞蹈力度（每次返回蜂群时舞蹈循环的次数）的减弱是急剧的，从49次减少到0次。然而，就蜜蜂粉色和橙色而言，舞蹈力度的下降则是逐渐的，粉色为74、31次降到0次，橙色由87、60、56、10次降到0次。（提示：在图6.5所显示的个体侦察蜂的舞蹈记录中，你也可以看到这种舞蹈力度的持续降低。）我把全部37只侦察蜂的所有例子都列成了表，统计出一只蜜蜂连续多少次返回蜂群后再次返回却没有跳舞，结果我发现，所有蜜蜂共制造了51个这样的系列。这些系列在长度上是不同的，从1次返回时跳舞，到连续6次返回时跳舞。接下来，我按照系列的长度把51个系列分成了6个组，每个组我都计算1次返回时的平均舞蹈循环次数，2次的平均数，以此类推。最后，我根据侦察蜂返回时没有跳舞的那次，把它们排列起来，比较6个组的结果，就像图6.10所显示的那样。我发现，侦察蜂在一系列返回蜂群的旅程中制造的舞蹈次数越来越少，而且存在一个一般的模式，无关系列的长度；在制造长系列和短系列的蜜蜂之间，每次旅行中舞蹈循环次数下降的速度没有明显差异。平均而言，每次返回蜂群的旅程中被制造的舞蹈循环次数的下降显然是有序的，这种下降的速度大约是每次旅程下降15次。

需要指出的是，你可以在所有侦察蜂那里看到这种舞蹈力度持续衰减的模式。无论是宣传一个被选中的巢址（优质的），还是宣传一个被拒绝的巢址（质量差的），都概莫能外。唯一的不同是，宣传优质巢址的侦察蜂倾向于以次数多的舞蹈循环开始其报告，宣传较差巢址的侦察蜂倾向于以次数少的舞蹈循环开始其报告（见图6.5）。由于每次返回蜂群的旅程中舞蹈力度的衰减速度对所有侦察蜂都是一样的，一只来自优良巢址的侦察蜂倾向于在连续多次返回蜂群的旅程中都宣传它的巢址（例如，图6.5中的蜜蜂橙色），总体上会以很多舞蹈循环来制造一种强大的宣传；一只来自质量一般的巢址的蜜蜂则倾向于仅在连续几次返回蜂群的旅程中宣传（例如，图6.5中的蜜蜂蓝白色），总体上会以不多的舞蹈循环来制造一种较弱的宣传。其结果是，正如图6.11所显示的那样，相对于一只支持一个较差巢址的侦察蜂而言，一只支持一个极好的巢址的侦察蜂将会成为它的巢址的一个比较持久、“声音较大”的支持者。此外，正如众所周知的那样，在任何争取大众支持的竞争中，拥有最持之以恒、最热烈的支持者的一方是最有可能获胜的一方。

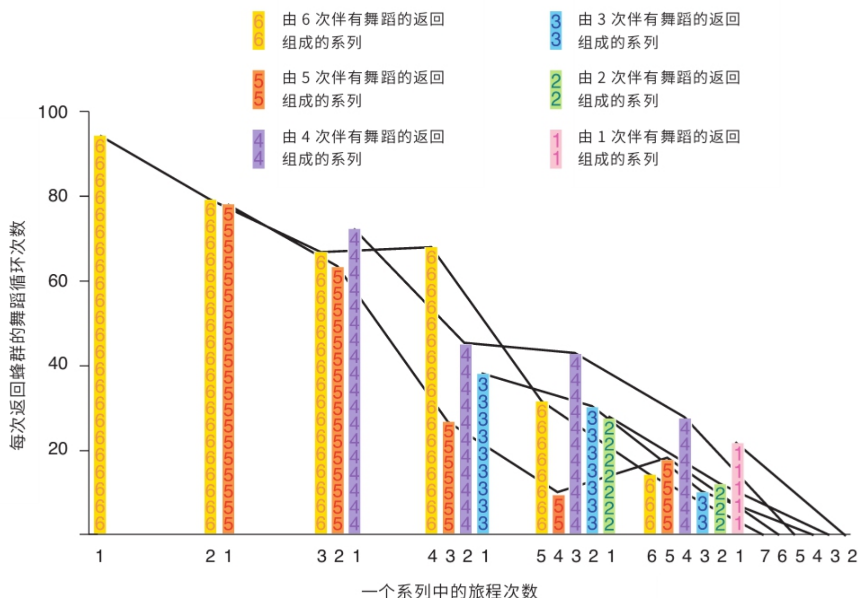


图6.10 在连续多次返回蜂群的旅程中，侦察蜂为一个巢址所表演的舞蹈循环的次数在减少。一连串为一个特定巢址跳舞的返回称作一个“系列”。系列在长度上有变化，从6次返回到1次返回。每次返回舞蹈力度的降低（约15个舞蹈循环）似乎是一个常量，无关乎系列的长度。

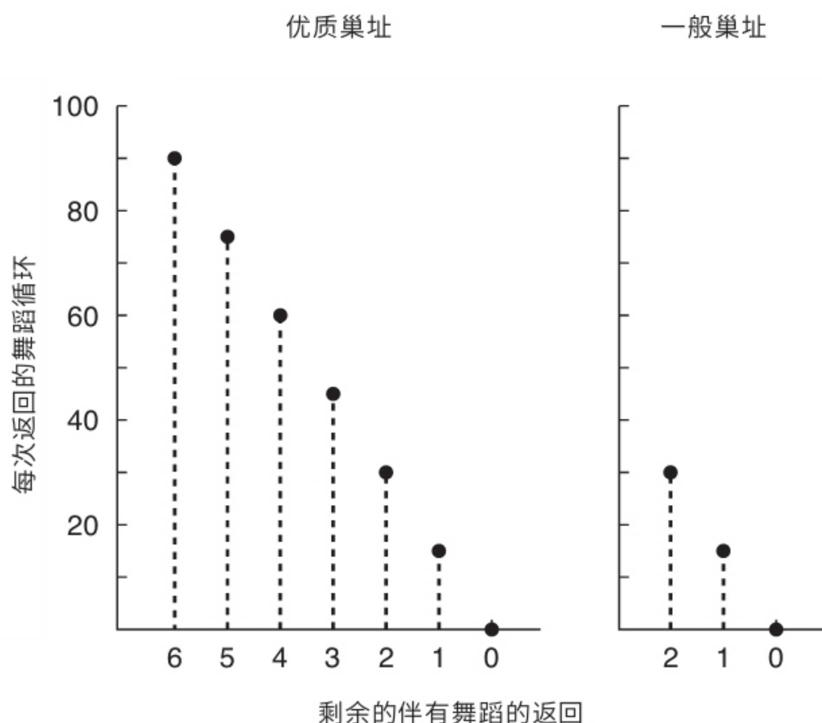


图6.11 宣传优质巢址和质量一般巢址的侦察蜂的跳舞模式的比较。两类蜜蜂都以相同的速度（每次返回蜂群的舞蹈循环减少15次）降低它们的舞蹈力度，但来自优质巢址的蜜蜂一开始跳舞的动力更高，因此跳的时间更长（6次返回，2次返回），“声音更大”（90 + 75 + 60 + 45 + 30 + 15 = 315次舞蹈循环：30 + 15 = 45次舞蹈循环）。

因此，看样子，就在讨论中达成完全一致而言，蜂群的侦察蜂的做法和人类明显不同。蜜蜂和人都需要它们的团体成员避免顽固地支持它们最初的意见。但是，通常情况下，只有在了解一个更好的立场后，我们人类才会（明智地）放弃一种立场；蜜蜂则不然，它们会自动地停止支持一种立场。正如图6.5和图6.9所显示的那样，在经历或短或长的一段时间后，每只侦察蜂都变得沉默不语，把剩下的讨论留给另一组蜜蜂。图6.7显示，这种有规律的、侦察蜂跳舞的过程能够帮助蜂群的侦察蜂迅速达成一致，因为在这种对蜂群的共识构建的图解描述中，所有在上午10点活跃的蜜蜂都已经在下午1点前退出了，所有在下午1点活跃的蜜蜂都在下午4点退出。

然而，存在一种重要的情况。在这种情况中，人类团体决策的运作方式和蜜蜂蜂群寻家的运作方式相似。这就是科学家如何按照科学理论来实施其社会决策。很多人已经指出，新的、更好的思想之所以在科学讨论中取得成功，是因为自然损耗，即：一代科学家退出他们的领域，并相继死亡。但是，在这一代科学家退出讨论之前，下一代科学家就已经认真听取他们的前辈提出的各种主张，被最令人感兴趣的关于真理的主张说服，采纳新的理论。于是，对一种新的、更好的理论（例如，哥白尼和伽利略的日心说）的支持不断增加，同时对一种较旧、较差的理论（例如，托勒密的地心说）的支持渐渐消失。在描述这一社会过程时，马克斯·普朗克（Max Planck）说："一种新的科学真理之所以获胜，并不是靠说服其反对者，使他们幡然醒悟，而是因为它的反对者终于死去，熟悉它的新一代成长了起来。"这一表述被引用的频率最高。然而，老迈的科学家和老迈的侦察蜂之间的不同是，人往往不情愿退出讨论，有时候到死方才退出，而蜜蜂自动地这么做。我忍不住想，在这方面，如果人们的行为多少有点儿像蜜蜂，那么科学是否会更快地取得进步。

第七章 开始迁往新家的行动

因此这种微颤像一种暗语

从一只传到另一只，

直到它来到了最深处的蜜蜂：

不知为什么，石榴树上

出现了一个大空洞。

当你看到它们这么做时，

你也许要向它们道别：

因为它们马上就会开始分散，

并消失不见。

——查尔斯·巴特勒，《女性君主国》（*The Feminine Monarchie*，1609年）

如果谁运气极好，观察到一个蜜蜂群落分出一个子蜂群，那么他必将惊讶于动物行为的多样。刚开始的时候，数千只蜜蜂兴奋地冲出一个蜂巢，飞到空中。几分钟后，旋转、聚集的蜜蜂形成的云不可思议地压缩成紧密的一团，悬挂在一根树枝上。它们会在那里停留几个小时或几天，差不多所有蜜蜂都安静地蹲着，几乎一动不动。只有蜂群的侦察蜂依旧活跃，飞向、飞离蜂簇，在蜂簇的表面表演吸引眼球的舞蹈，以推介候选巢址。接下来，在一个巢址被所有跳舞的蜜蜂一致接受后，最令人称奇的景象出现了。在大约60秒内，整个蜂簇突然裂开，起飞，空中响起数千只蜜蜂飞行的轰鸣（图7.1）。这群飞翔的暴徒立即开始向它选择的家园的方向飞去。一两分钟后，它们将无影无踪。正如查尔斯·巴特勒在1609年如此生动地表达的那样，你此时也许要“向它们道别”。

在这一章中，我们将考察整整一群蜜蜂怎样设法在适当的时间一起离开其野营地。除了为数不多的几个例外，只有在蜂群的侦察蜂已经完成选择新居所的工作后，蜂群紧密的同步飞离才会发生。这意味着，当我们审查蜂群飞离的社会合作机制时将会看到，蜂群将其任务从决策转向实施时怎样维持其凝聚力。当我们了解到，侦察蜂才是这群暴民的幕后煽动者，是它

们发动蜂群飞往其新家的旅行，从而把它们在我们的报告中的领导角色延伸到了探讨蜂群怎样采取行动的各章里时，我们不会感到意外。但是，让我们感到意外的是，侦察蜂用巧妙的信号来赋予它们昏昏欲睡的蜂群以活力，以及侦察蜂如何知道它们的蜂群何时应该开始旅行。实际上，直到最近，关于蜜蜂蜂群的内部工作机制，这些仍然是深奥的谜团。



图7.1 作者在阿普尔多尔岛上观察一个蜂群从一块垂直板上起飞。作者将这块垂直板作为蜂群框。蜂群框上的两个喂食器提供了糖浆，让蜂群吃饱。

飞行前的热身

1980年春天，加利福尼亚大学伯克利分校杰出的昆虫生理学家贝恩德·海因里希（Bernd Heinrich，现任职于佛蒙特大学）把他的注意力转向蜜蜂蜂群中的温度调节机制。在此前20年里，海因里希在昆虫温度控制研究中一马当先。因此，当他开始蜜蜂蜂群研究时，拥有大量的背景知识。他从此前的两种研究中获悉，就像蜂巢内一样，蜂簇内的温度可以被蜜蜂保持在35℃（95℉），接近于人体温度。他还知道，个体工蜂可以等比例收缩它胸部的两套飞行肌肉，通过颤抖产生热量；要想产生够高的翼摆频率（接近每秒摆动250次！），以生产蜜蜂飞行所需的升力，它的飞行肌肉必须加热到至少35℃（95℉）。不仅如此，他也知道，在离开母巢之前，分群的蜜蜂给自己的肚子填满蜜，从而让一个蜂群在开始时拥有可观但有

限的燃料来给自己加热，给侦察蜂飞离、飞回蜂群提供动力，在蜂群的新家中建造第一批蜂蜡蜂房。不过，海因里希还不清楚蜂群里的确切温度模式，以及蜜蜂怎样控制温度，怎样管理能源供应。海因里希是一名业余养蜂人，对蜜蜂充满好奇。他与加利福尼亚核桃溪的警方和消防部门合作，也与核桃溪的生态屋蜂群热线合作，于56月份在旧金山湾地区采集了14个自然蜂群。他回到在加州大学伯克利分校的实验室，用各种科学工具研究了这些蜂群，其中包括微小的电子温度计（热电偶探头）。他还使用了一个用有机玻璃特制的圆柱室（呼吸运动测量器），以测量其内的蜂群在不同的温度下的新陈代谢率。

关于蜂群的温度调节，海因里希有过很多令人惊叹的发现。就了解蜂群如何为飞往新家做准备而言，这些全都至关重要。首先，他发现，蜂群的确精确地控制了蜂簇核心的温度，不管外围温度如何，它的温度都保持在34℃～36℃（93℉～97℉）。他还发现，蜂群允许蜂簇的罩子（外层）温度随着周围温度变化，但它会把外层温度保持在17℃（63℉）以上，即使周围温度跌到了结冻的程度（0℃或34℉）。这意味着，虽然最外面的蜜蜂最冷，但它们依然足够暖和到可以活跃地待在蜂群上。如果它们的温度降到15℃（华氏59℉），那么它们会进入“冷麻木”，容易从蜂群上掉下来。它们也会由于太冷，无法用颤动让自己暖和起来。

在考察蜂群蜜蜂的体温情况时，海因里希发现，蜜蜂在行动时并没有消耗很多现有能源补给，也就是它们肚子里的蜜。在气温高于10℃（50℉）时，蜂群休眠的新陈代谢（蜂群蜜蜂的飞行肌肉处在未激活状态下发生的新陈代谢）提供的热量足以让蜂群的核心保持在35℃左右，外层保持在17℃左右。实际上，在周围温度高（高于20℃或76℉左右）时，休眠的新陈代谢产生的热量太多，导致外层蜜蜂和核心蜜蜂散开，创造通风渠道，从核心释放多余的热量。但是，当周围温度跌到17℃时，外层蜜蜂开始觉得太冷，它们会向里面聚集，导致蜂簇收缩，它的空隙减少，热量损失降低（图7.2和7.3）。以这种方式，外层蜜蜂巧妙地把数千只休眠、静止的蜜蜂产生的热量困在了蜂簇里，也让自己足够暖和。只有当气温降到10℃（50℉）以下，外层蜜蜂才必须采取额外措施，通过颤动提高它们的新陈代谢率。

于是，海因里希提出，蜂群里的蜜蜂拥有一种有效的保持其能源储备的方式。在气温变冷时，为了把它们对活跃的新陈代谢的需求降至最低，暴露在低温下的外层蜜蜂做了两件事情。其一，它们把体温降至刚刚超过冷麻木温度的水平，而非运转起来以保持较高的体温。其二，它们主要是通过挤在一起而非颤动，把体温保持在冷麻木温度以上的。当然，这些能源保存措施意味着，在绝大多数时间里，蜂群最外层的蜜蜂冷得飞不起来。要想证明这一点很容易，你可以从蜂群上扯掉几只外层蜜蜂，把它们抖进空

中。那些蜜蜂会跌落到地上，而非飞走。因此，在一个蜂群能够动身飞往新家前，外层寒冷的蜜蜂必须把它们的飞行肌肉加热到适于飞行的35℃。从蜜蜂安顿下来到离开，海因里希不断地记录着一个蜂簇各处的温度。他发现，在起飞之前大约一个小时，外层温度的确升高了，相当于核心的35℃。





图7.2 上图，周围温度28℃（82°F）时的蜂群的外层蜜蜂。下图，13℃（55°F）时的同一批蜜蜂。在比较寒冷的时候，外层蜜蜂挤得更紧，减少了外围的空隙。

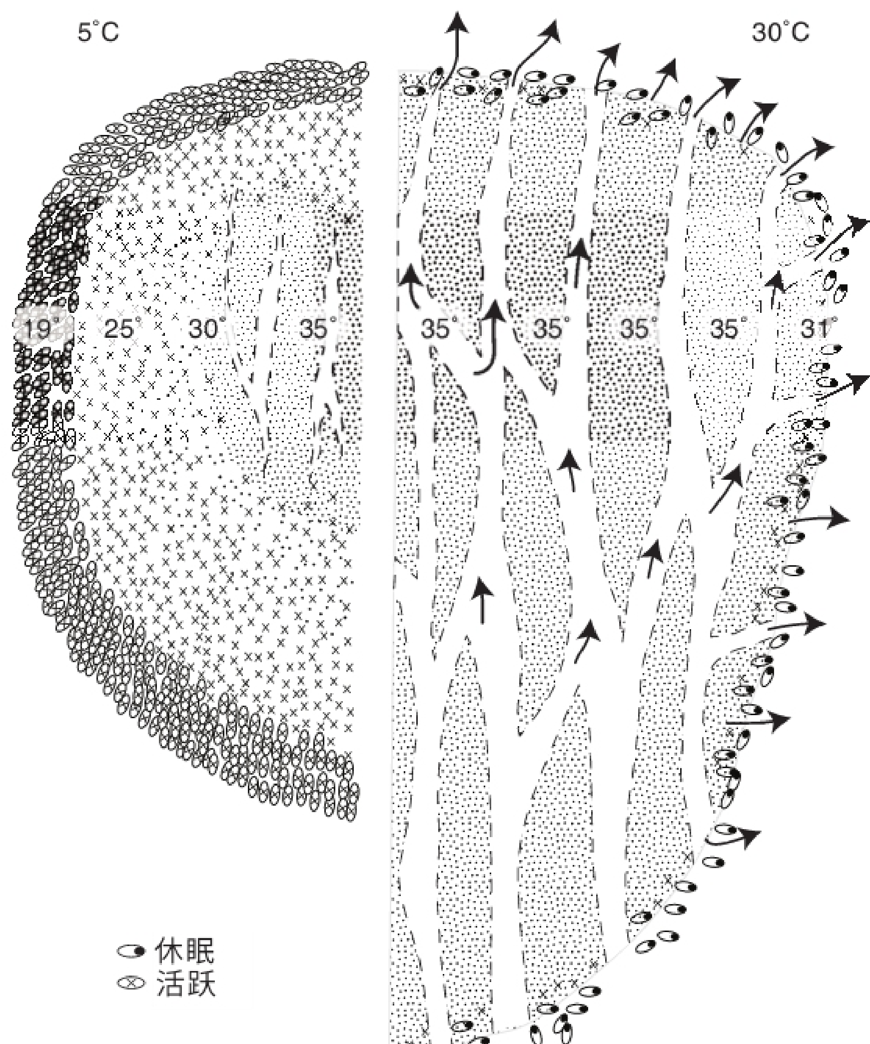


图7.3 本图概括了蜂簇蜜蜂在低温（左）和高温（右）条件下的温度调节策略。图中各要素为蜜蜂的位置、通风渠道、热量丧失（箭头）、活跃的新陈代谢区域（十字）和休眠新陈代谢区（点）。

2002年6月，在贝恩德·海因里希出版了他颇有洞察力的报告《蜜蜂蜂群温度调节的机制和能量学》（“The Mechanisms and Energetics of Honeybee Swarm Temperature Regulation”）约20年后，我前往德国，想更仔细地审视蜂群蜜蜂飞行前的热身。此前不久，我撞了大运，从亚历

山大·冯·洪堡基金会那里获得一项研究奖，为我提供在德国从事研究项目所需的资金。招待我的是我的老师和朋友伯特·霍尔多布勒，他曾经是维尔茨堡大学行为生理学和生物社会学研究所的所长。这个研究所最初由马丁·林道尔创建，他当时是维尔茨堡大学动物学教授（1973—1987年）。它的现任所长是我另外一个好友于尔根·陶茨（Jürgen Tautz）。于尔根在研究昆虫的感觉能力上技艺高超，他的实验室装备着很多最新的探索自然机制的科学设备。在这次行程中，我渴望与于尔根合作，一起在研究中采用一种特别强大的仪器，即红外摄像机。有了它，可以同时衡量很多目标（例如蜜蜂）的温度，而不会打扰到它们。于尔根的实验室也有两个极有天赋的研究生，他们分别是马可·克莱因亨茨（Marco Kleinhenz）和布丽吉特·布约克（Brigitte Bujok）。他们都擅长使用摄像机，以及把视频图像转化成精确的温度记录的电脑软件。我们这个四人团队的目标很简单，即考察蜂群外层蜜蜂在起飞前如何热身。

使用视频温度记录法来考察外层蜜蜂为起飞做准备的计划进展顺利。在两个星期的时间内，我们记录了两个蜂群上各一块10厘米×10厘米（4英寸×4英寸）区域内的外层蜜蜂的温度，始于每个蜂群聚集成团，直到它开始飞行。在起飞前不久，两个蜂群都显示出相似的事件系列，先是侦察蜂在舞蹈中取得了一致，非侦察蜂开始激动地动起来。在用红外摄像机记录的图像中（图7.4），两个蜂群都出现了某种新现象，即：在蜂群爆炸式的起飞之前，蜂群表面上的蜜蜂的胸部开始发热，温度不同寻常。

最吸引我们注意的发现是，在起飞前最后半个小时内，胸部温度至少35℃的蜜蜂的比例呈指数级增长。正如图7.5所显示的那样，在头20分钟内，胸部加热到足以飞行的表层蜜蜂的比例缓慢增长，依然低于20%，然后，从起飞前大约10分钟开始，这一比例的增长开始越来越快。没过多久，所有的表层蜜蜂的胸部温度都至少为35℃。就在此时，蜂群的蜜蜂终于起飞。我们确信，在蜂群起飞前，不仅仅是最外层的蜜蜂，蜂群里的所有蜜蜂都热到足以快速飞行。毕竟，海因里希的工作已经证明，蜂簇核心的蜜蜂一直暖和得足以飞行。我们的红外摄像机拍摄的图像也显示，随着起飞时刻的接近，两个蜂群内层的蜜蜂开始闪闪发光，先于表面的蜜蜂，看上去就像一层煤灰下发红的热煤炭。此外，就在两个蜂群起飞开始后不久（就是说，在最外层的蜜蜂已经飞行时），里面的蜜蜂开始起飞。实际上，正是因为外层蜜蜂和内层蜜蜂起飞之间的耽搁太小，蜂簇仅需60秒钟就可瓦解。

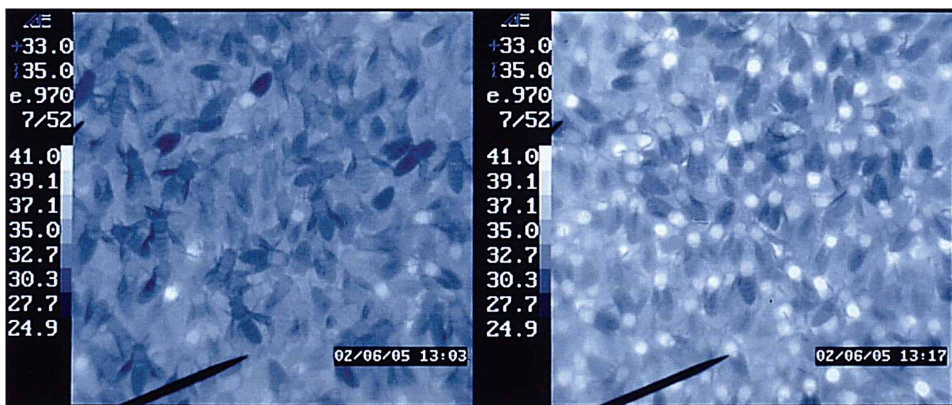


图7.4 红外摄像机镜头下一个蜂群表面上的蜜蜂。左图为起飞前15分钟摄制的图像。右图为起飞前仅1分钟摄制的图像。每个图像左侧都有一个显示温度（摄氏度）的刻度条，以灰色阴影表示。

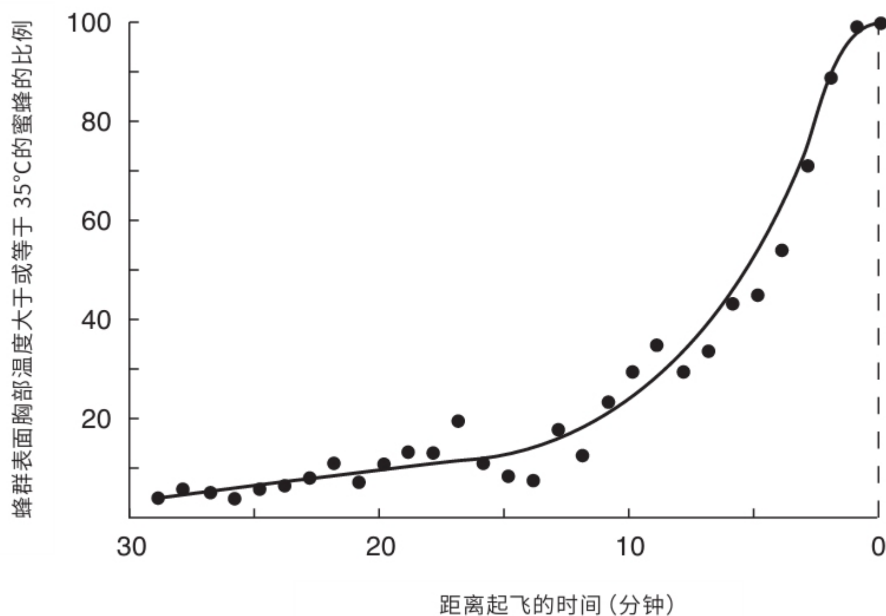


图7.5 蜂群表面上将其飞行肌肉加热到足以迅速飞行（胸部温度至少35℃或97℉）的蜜蜂比例增加的时间进程。在起飞开始之前的30分钟内，我们每一分钟都测定红外图像中每只可见的蜜蜂的胸部温度（见图7.4）。

刺激外层蜜蜂热身的是什么呢？就在所有表层蜜蜂将其飞行肌肉加热到至

少35℃之后几秒钟，整个蜂群就开始起飞，究竟是为什么呢？换句话说，刺激蜜蜂将其自身准备到可以飞行的是什么，最终激发它们起飞的又是什么？我们接下来将探究这两个谜团。

在哨声中热身

如果你小心地把一只耳朵凑到聚成一团的蜜蜂旁，仔细地听，那么在蜂群飞往其新家之前约1个小时，你会开始听到一种独特的、尖锐的吹哨声。每个声脉冲持续约1秒，并且由于它的音高向上扫，它很像一辆一级方程式赛车迅速加速时不断升高的引擎的响声。你最初只能时断时续地听到这些尖锐的吹哨声，因此一次仅有一只蜜蜂在制造这样的声响，但在起飞之前最后半小时里，越来越多的蜜蜂开始吹哨，从蜂群传播出来的脉冲的嗡嗡声逐渐达到了高潮。等达到高潮时，蜂簇瓦解，所有蜜蜂起飞。这种尖锐的吹哨声可能是侦察蜂向安静的蜂群同伴传递的一个信号，提醒它们“女士们，该加热你们的飞行肌肉了”。

为了着手考察这种可能性，我想确定是蜂簇里的哪些蜜蜂在制造尖锐的吹哨声。实际上，长期以来，这一直是我的一个目标。我第一次听到这些神秘的声音可以追溯至20世纪70年代，当时我还是一名研究生，开始研究蜂群。但是，我一直没有精确地找出，在蜂群数千只蜜蜂中，究竟是哪些蜜蜂在制造这种声音。找出吹哨的蜜蜂特别难，因为那种脉冲似乎出自蜂簇的内部，因此来自看不见的蜜蜂。20世纪50年代，吹哨的蜜蜂也难倒了马丁·林道尔。他写道：“现在在蜂簇那里可以听到100倍高的嗡嗡声，但我无法确定这是来自嗡嗡的奔跑者，还是来自别的蜜蜂。”（我们将在本章后半部分讨论林道尔提及的“嗡嗡的奔跑者”。）

1999年夏天，那些吹哨的蜜蜂偶然被发现。这件事始于我的一次偶然观察，就发生在缅因州最东边的牛湾外我的营地里。牛湾是个奇妙的与世隔绝之地。为搞清楚跳舞的侦察蜂之间的异议究竟是怎样消除的（见第六章），我曾经到过那里。我仍能记得第一次目睹一只工蜂在蜂群上吹哨的情景，宛如昨天。我在小屋外设置了一个蜂群，用漆点标志了最初几个在蜂群上跳舞的舞者（侦察蜂），持续地观察我那一小队被涂了明亮的漆点的蜜蜂，记录它们的行为。8月2日上午10点48分，就在蜂群飞离前5分钟，我的注意力被吸引到了侦察蜂蓝色身上。它在蜂群表面上做了出人意料的事情，在别的蜜蜂身上兴奋地跑了几秒钟，然后停下约1秒钟，把它的胸部压在一只静止不动的蜜蜂身上，接着又跑了起来，重复了跑—停—压系列6次，最后躲进了蜂簇，消失不见了（图7.6）。我注意到，每次我的蜜蜂蓝色停下来并抓住另外一只蜜蜂，都会把翅膀紧紧地收在腹部，接着翅膀会轻微地振动。蓝色是在制造吹哨声吗？我能够听到那种声音，但由于只是用我的“裸”耳，我无法确定那种声音来自它。于是，到了那天下

午，我开车去了附近的彭布鲁克村（Pembroke）的摩根修车厂，买了3英尺长的橡胶真空管。它直径6毫米（1/4英寸），可以很舒服地塞进我的耳朵里。这种简单的声管可以让我确定蜂群声源的位置，因为它可以发挥原始听诊器的作用，仅把在其开口端附近被制造的声音传导给我的耳朵。几天后，我在观察我的第二个蜂群，用那根橡胶管来聆听另外一只在做跑—停—压动作、被涂了漆点的侦察蜂，结果听到了那种得意扬扬的吹哨声，不由得一阵激动。

我痴迷于吹哨的工蜂的景象和声音，渴望详细描述它们的信号，验证那种想法，即：它们是在向蜂群静止的成员示警，让它们为起飞加热飞行肌肉。除了认真地观察和做实验，我还需要一种复杂的声音分析。幸运的是，说服于尔根·陶茨加入探险很容易。2000年8月，他来到了康奈尔大学，还从德国带来了我们开展那个项目所需的微型扩音器、数码音频和视频设备。我们很快就在我的实验室设置了一个蜂群，蜂群簇拥在一块垂直板的一边，以便我们能够监测蜂群表面上所发生的一切。我们在蜂群内部安置了两个扩音器和几支温度计，在蜂群的正前方架设了一台录像机，既记录来自蜂群内部蜜蜂的声音，也记录蜂群表面上的蜜蜂的行为。我们从录像机那里引出很多扩音器和温度计线，在录像机的周边密密排布，持续地记录蜂群的活动。我们的蜂群看上去就像一个住在重症监护室的病人。



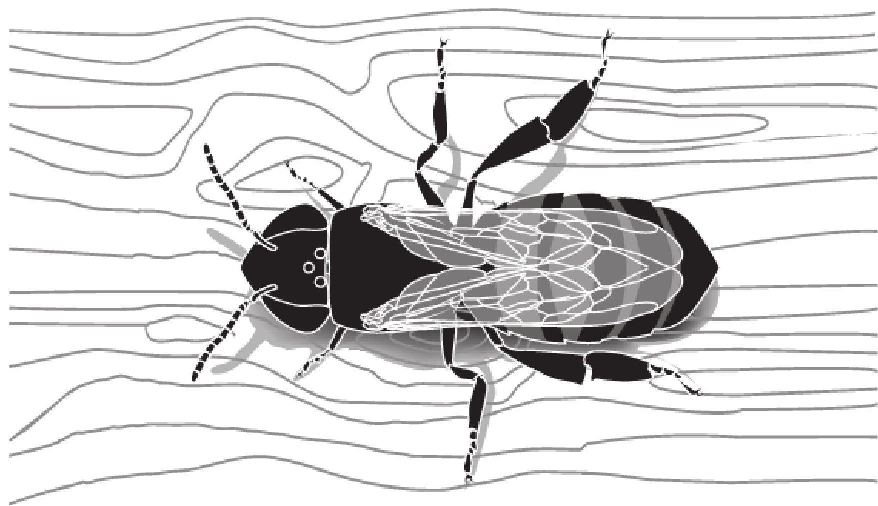


图7.6 一只正在制造吹哨信号的侦察蜂。它先是在蜂簇上的蜜蜂上跑一阵，然后停了下来，把胸部压向下层，把翅膀紧紧地收在腹部上，弓起腹部，活动飞行肌肉，以便在下层中制造一种振动。下层几乎总是另外一只蜜蜂，不过这里所显示的是一个木制表面。

由于我现在有了一幅吹哨蜜蜂（在蜂群的表面上冲撞，但经常会停下来，抓住一个一动不动的蜂群同伴）的搜索图像，当我们开始聆听它们尖锐的吹哨声时，我一眼就能认出吹哨者。从我们的视频记录上，于尔根和我很

快就证实了我以前的观察，即吹哨的蜜蜂是特别兴奋的侦察蜂。这些蜜蜂一边在蜂群的表面攀爬，一边在吹工作哨子和跳摇摆舞之间转换，模式十分清晰（图7.7）。在起飞之前的最后半小时里，这种信号的混合尤其显著，并且吹哨达到最强。（在这一章之后的篇幅里，我们将讨论侦察蜂何以知道何时开始吹哨。）然后，我们看到，在一只侦察蜂完成一轮摇摆舞后，它很有可能制造一串吹哨信号。

从在一个扩音器附近发声的吹哨者的音频记录上，我们了解到，每个哨声都是一个单一的、持续约1秒的声脉冲，由一种200～250赫兹（每秒多少周波）的基本频率加上很多400～2000赫兹范围内的谐波（是基础频率的很多倍）构成（图7.8）。使每个哨声都如此尖锐的正是这些高频的谐波。吹哨声的基本频率和飞翔的蜜蜂的翅膀振动频率相合，强烈地证明，蜜蜂通过激活胸部的飞行肌肉，导致身体强烈振动，从而制造出这种声音。也许，这种振动能的绝大部分一股脑地穿入吹哨者已经抓住并按压的那只蜜蜂，但一些振动能传入周围的空气，制造出人类在窃听蜂群时能够听到的那些声音。于尔根和我还从的声音记录中了解到，制造每个哨声的音高中的上扬的，是200～250赫兹的基本频率中发生的一种变化，以及高频谐波中的声能的量的一种增加。也许，吹哨者把它的翅膀收在一起，从而使胸部变硬并提高共振频率，制造了这些变化。

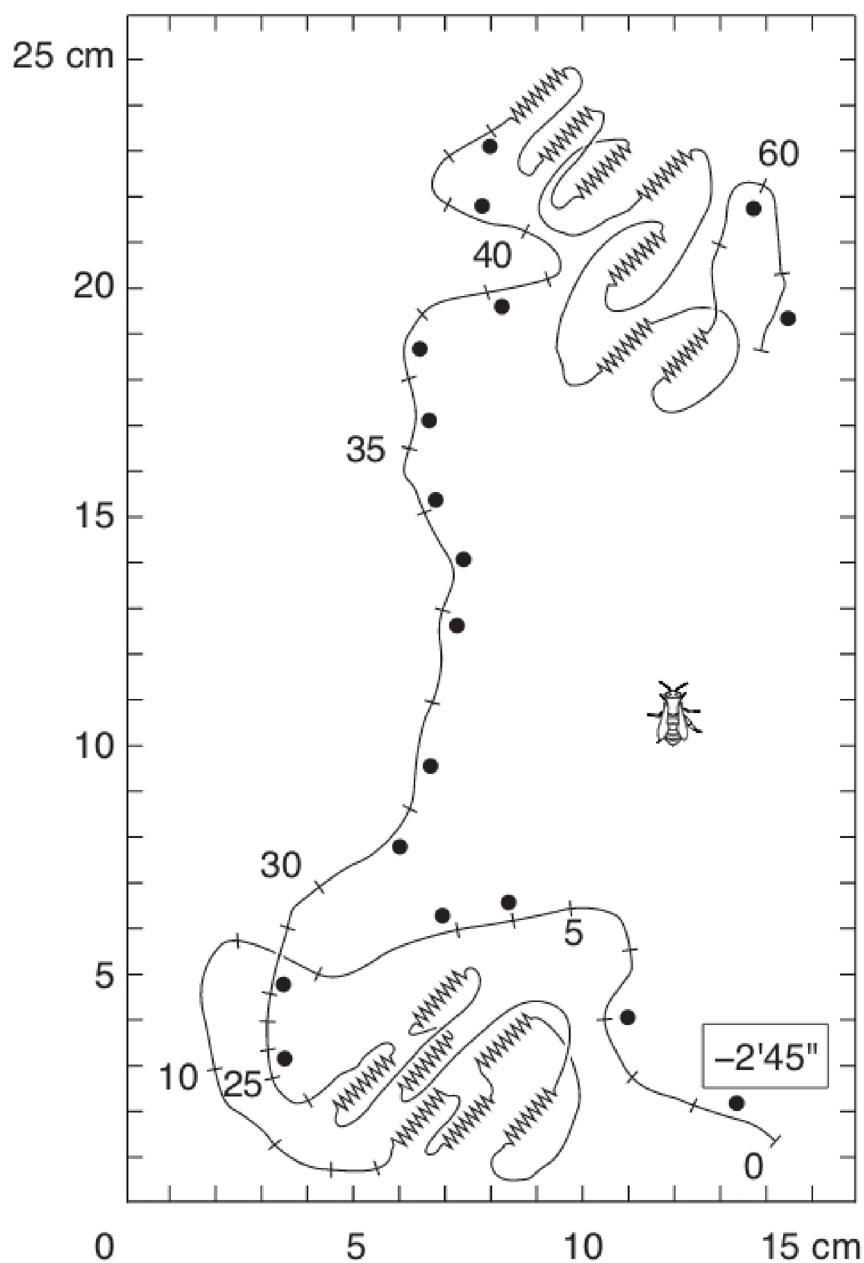


图7.7 一只蜜蜂的行为记录。它一边在蜂簇的表面上奔跑，一边在吹哨和

跳摇摆舞之间转换。它的踪迹上的刻度线表示1秒的间隔。黑点标志着吹哨，锯齿线标志着摇摆舞。这一记录始于起飞前2分45秒，持续了62秒。

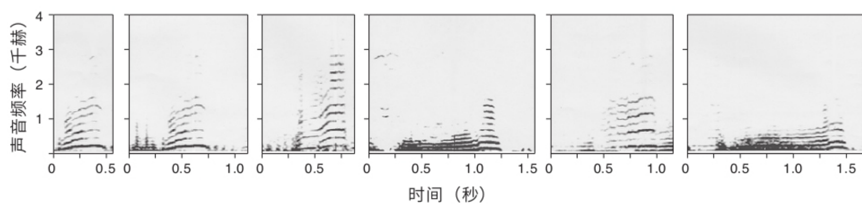


图7.8 6个吹哨信号的声波图，录自起飞前不久一个蜂群上的工蜂。竖轴上显示的单位是千赫，或每秒1000周波。

图7.9 一只蜂群起飞之前3个小时内，工蜂吹哨（实心圆）、蜂群温度（空心圆和三角）、周围温度（十字）模式。

这个时候，于尔根和我想验证一种假说，即：蜂群上吹哨的工蜂的功能是激发蜜蜂为起飞做准备。我们第一步是验证工蜂吹哨的确仅发生在起飞前

1个小时左右，当时蜂群里的蜜蜂正在做飞行准备。为做到这一点，在起飞之前的多个小时内，我们同时测量蜂群里的吹哨的水平、蜂群核心和外层的温度。图7.9显示了我们发现的吹哨和加热模式的一个例子。起飞之前3个小时（上午11点30分），周围温度为23℃（73℉），蜂群核心和外层的温度分别为34℃和31℃（93℉和87℉），我们没有听到吹哨声。接下来，在起飞前约90分钟，我们开始听到吹哨声，但时断时续。最后，在起飞之前半小时，蜜蜂吹哨的声音持续且大声，因为那时多个蜜蜂同时在吹哨。与此同时，外层温度开始上升，并且就在整个聚成一团的蜂群的平均温度达到37℃（99℉）时，蜂群起飞了。

工蜂吹哨和蜂群温度升高（两种现象均在起飞时达到高潮）完美重合。这一发现为一种假说提供了可靠的支撑，即：这种信号发挥了刺激蜜蜂准备起飞的功能。然而，由于我们只显示出工蜂吹哨和蜂群加热间的一种关联，并且由于这种关联证明不了因果关系，所以无法坚定地判断蜂群加热是对侦察蜂吹哨的回应。也有可能吹哨并没有引发加热，有某种第三因素激发了吹哨和加热。举个例子，曾经有人暗示，有另外一种信号通知蜂群里寒冷、静止的蜜蜂，该为起飞加热自身了。这种信号被称作摇晃或振动信号。为制造这种信号，一只蜜蜂需要用两条前腿抓住另一只蜜蜂，然后在一种清楚无误的上下运动中剧烈摇晃它自己的身体一两秒钟（图7.10）。就像一个人通过猛晃肩膀唤醒一个昏昏欲睡的朋友，摇晃的蜜蜂激励它的蜂群同伴多活动。但是，由于摇晃信号在整个寻家过程中都被制造，不仅仅甚或主要是在起飞前最后半个小时内被制造的，那么似乎很显然，摇晃信号并非侦察蜂用来激发蜂群准备起飞的关键信号。从现有证据来看，摇晃信号只是起到提高蜂群里其他工蜂的整体活动水平的作用，以便让它们更警觉，更好地回应摇摆舞、工蜂吹哨和其他刺激。在夜里，以及天气糟糕的时候，也许是为了保存能量，蜂群里的所有蜜蜂都不活跃。因此有理由认为，侦察蜂之所以制造摇晃信号，是为了在条件再次变得有利于寻家时，再次激发其他蜜蜂（我猜，主要是其他侦察蜂）。

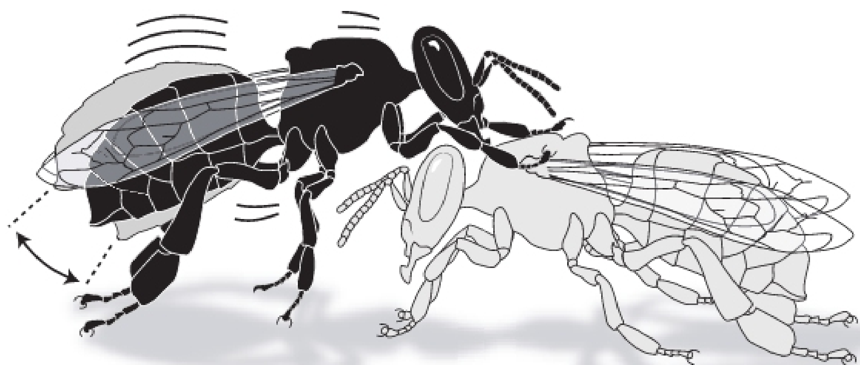
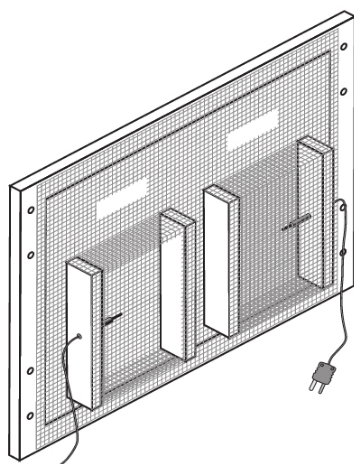


图7.10 一只通过摇晃行为向另一只发信号的蜜蜂（黑色的那个）。箭头指示的是发信号的蜜蜂的背部和腹部振动。

为了更为确定地检验我们的吹哨是飞行准备信号的假说，于尔根和我需要做一个实验。在这个实验中，我们需要操纵蜂群中的吹哨信号，看看它会对加热产生什么影响。从原则上讲，那种操纵要么是用吹哨信号对蜂群的蜜蜂进行人为轰击，要么是进行人为封堵，使它们接收不到那种信号。我们采用的是后一种方法。为了防止吹哨的工蜂和蜂群外层的一群蜜蜂接触，我们在蜂群的表面垂直安装了一块25厘米×20厘米（10英寸×8英寸）的纱网，从而使蜂簇外层的蜜蜂处在纱网的外侧。在纱网的这一侧，我们安了两个笼子，每个笼子都装了一个温度探头（图7.11）。两个笼子很快就充满了外层蜜蜂。当听到蜜蜂吹哨时，我们用一个纱网盖子封闭一个笼子，防止侦察蜂接触笼子里的蜜蜂，从而防止侦察蜂向后者发送信号。与此同时，我们对另一个笼子里的蜜蜂一视同仁。唯一不同的是，我们给这个笼子盖的盖子有一个大开口，吹哨者可以跑进去。鉴于我们的假说是吹哨的蜜蜂激发其他蜜蜂准备起飞，我们预言，封闭的笼子里的外层蜜蜂不会加热自身，在起飞时间达到适于飞行的温度，开放笼子里的外层蜜蜂则能够做到这一点。结果正是这样。在起飞前的数分钟里，开放笼子里的蜜蜂表现出通常的模式，急剧升温到了大约35℃（95℉），封闭笼子里的蜜蜂则没有做到这一点（图7.11）。为了好玩，在每次实验结束时，在所有未被关进封闭笼子或开放笼子里的蜂群已经离开后，我们会移除封闭笼子的盖子，刺激里面的蜜蜂，而它们出奇地平静。因为它们都跌到地上，冻得无法飞行。毫无疑问，笼子里的蜜蜂没有收到侦察蜂持续发出的为起飞热身的警报。



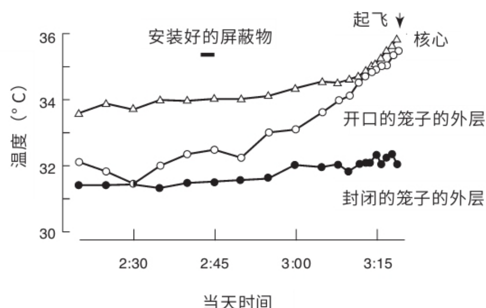


图7.11 左图中的屏蔽装置被用来检验在被阻止从吹哨的侦察蜂那里接收信号的情况下，外层的蜜蜂是否会为起飞而加热自身。这个屏蔽装置有两个笼子，每个笼子都配有一个热电偶探头。两个笼子都有盖子，但一个笼子的开口大。右图显示的是用左图所示装置所做实验的结果。封闭笼子里的外层蜜蜂（没有接触到吹哨的侦察蜂）没有将其温度增加到35℃（95℉）以上，而开放笼子里的那些蜜蜂（与吹哨的蜜蜂有接触）做到了这一点。

嗡嗡的奔跑者

对吹哨信号的调查解决了一个谜团，即侦察蜂激发它们的蜂群同伴飞向新家。但是，是什么在激发一个蜂群里的数千只蜜蜂高度同步、具有爆炸性地起飞，却依然无解。那很可能是一种引人注目的行为。马丁·林道尔是第一个描述这种行为的人，他将其称作“Schwirrlauf”。说英语的蜜蜂生物学家则将其称作“嗡嗡—跑”。这两个名称都挺好的，因为嗡嗡—跑的蜜蜂在蜂簇上跑，不时地改变方向，并且它展开的翅膀通常呼呼地扇动，发出嘈杂的嗡嗡声。它有时候在一动不动的蜜蜂背上横冲直撞，有时候在它们之间硬闯（图7.12）。林道尔报告说，在起飞开始前最后几分钟里，发出嗡嗡声的蜜蜂在蜂簇上特别显眼。他暗示，通过在蜂簇上闯荡，嗡嗡—跑者把互相联系的蜜蜂驱散，从而激发它们步调一致地起飞。这是一种迷人的假说，但它依然没有得到验证。此外，即使它被证明是正确的，关于那些极度活跃的嗡嗡—跑者，仍有很多问题有待回答。当蜂群准备起飞并且不久后起飞时，工蜂的吹哨信号和嗡嗡—跑之间有什么相互影响？在蜂群中上演嗡嗡—跑的是哪些蜜蜂？嗡嗡—跑者如何知道何时发出它们剧烈的信号？

在解决这些问题的过程中，有一个人和我合作。她名叫克莱尔·雷茨肖夫

（Clare Rittschof），是康奈尔大学的研究生。事实证明，她是一位天生的研究者。2005年5月，我们开始了我们对嗡嗡—跑的蜜蜂情况的调查，当时克莱尔刚刚完成她的春季学期课程的期末考试。我们刚开始对蜂群里的嗡嗡—跑者进行了监视，想找出它们在什么时候开展活动。为了做到这一点，我们把一群蜜蜂安置在一块垂直木板的一侧，用录像机记录了蜂群表面一块10厘米×15厘米（4英寸×6英寸）区域内的蜜蜂的活动。我们在蜂群蜜蜂开始制造吹哨信号时开始监视，在蜜蜂飞往它们选择的家时停止，每次都是这样。克莱尔会以慢动作回放录像，细看它们，寻找在蜂群表面没有规律地跑动的蜜蜂。我对工蜂吹哨的研究导致我们期盼一些奔跑的蜜蜂是吹哨者，而林道尔的报告显示其他蜜蜂将会是嗡嗡—跑者。为了搞清楚某个特定的跑步者是不是吹哨者，我们用一台小扩音器跟踪每个跑步者数秒钟（以采集它可能正在制造的任何吹哨的声音），并且把音频信息增加到了视频记录上。通过它们展开的翅膀和显而易见的嗡嗡声，我们很容易在奔跑的蜜蜂中确定嗡嗡—跑者。

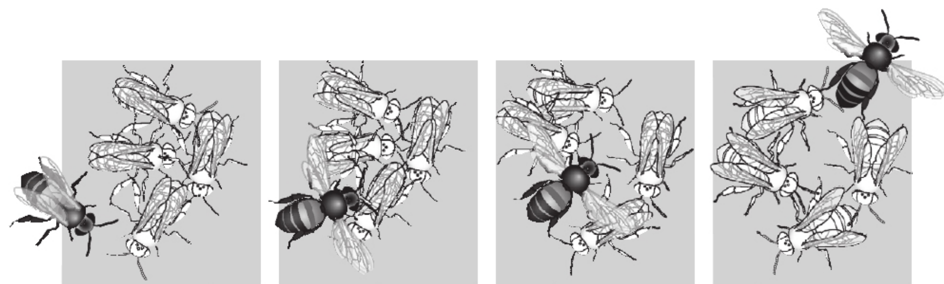


图7.12 一只工蜂在一小群昏昏欲睡的蜜蜂中表演嗡嗡—跑。图片1：嗡嗡—跑者向那群蜜蜂跑去。图片2：1秒后，嗡嗡—跑者已经展开翅膀，一边与那群蜜蜂接触，一边发出嗡嗡声。图片3：在接触后1秒，嗡嗡—跑者正挤过那一小群蜜蜂，依然在用翅膀发出嗡嗡声。图片4：嗡嗡—跑者已经中断了和那些蜜蜂的接触，但仍一边跑一边发出嗡嗡声。此系列图以一段录像为基础绘制。

克莱尔对我们的监视记录的辛勤检查产生了两个重要发现。其一，她看到，在起飞之前最后1小时里，越来越多的跑步者采取了行动，结果就在起飞前，蜂群上涌现出众多在蜂簇上横冲直撞的蜜蜂。其二，也是更值得注意的一点，她看到，所有的跑步者都制造了听得见的信号，要么是嗡嗡声，要么是吹哨声，要么二者兼具。刚开始的时候，奔跑的蜜蜂只制造吹哨信号，但渐渐地，它们开始把吹哨声和嗡嗡—跑结合起来，一边猛撞别的蜜蜂，一边迅速扇动翅膀。在起飞之前最后5分钟里，80%以上奔跑的蜜蜂制造过嗡嗡—跑（图7.13）。这告诉我们，嗡嗡—跑者正是吹哨者。

我们已经知道，吹哨者是侦察蜂。这样一来，我们就了解到，侦察蜂既发出吹哨信号，催促蜂群起飞，又发出嗡嗡—跑信号，（明显）激发起飞。

如果说嗡嗡—跑信号刺激蜜蜂起飞，那么证据何在？首先，嗡嗡—跑是一种短暂的信号，仅在无所事事的蜜蜂正在被刺激起飞时被看到。于是，我们看到，我们仅仅在两个时候看到嗡嗡—跑者，一是一个蜂群涌出它的蜂巢时（正如在第二章中所描述的），另一是在它振翅飞离其野营地时。此外，嗡嗡—跑现象在蜂群起飞前逐渐增加，暗示前者引发了后者。也许最为显著的，是克莱尔在查看众多段嗡嗡—跑者在一群没有生气的蜜蜂里匆忙穿过的录像记录时看到的东西。她发现，在经历过嗡嗡—跑者强烈劝说后，那些没有生气的蜜蜂比以往更分散，也更活跃了。

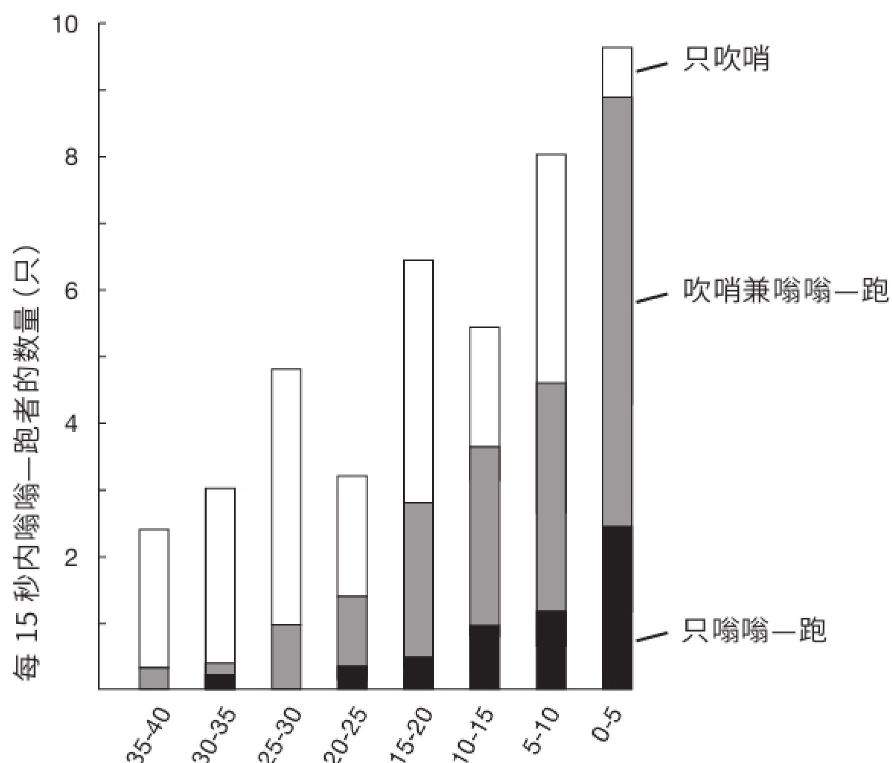


图7.13 在蜂群起飞前40分钟内的每15秒里，在蜂群表面一块10厘米×15厘米（约4英寸×6英寸）的区域内，奔跑的侦察蜂的数量增加的记录。奔跑的蜜蜂不断变化的信号产生模式也得到了显示。它们要么制造吹哨声，要么进行了嗡嗡—跑，要么二者兼具。

值得注意的是，嗡嗡—跑者的行为有一个特点，即：它有时候会自己飞起来，绕着蜂簇飞几秒钟，然后落回蜂簇上，重新开始嗡嗡—跑。嗡嗡—跑者这种示范性起飞需研究者们特别留意，因为它指向了蜜蜂的信号发送行为的进化源头。几乎可以肯定的是，嗡嗡—跑的行为是蜜蜂起飞行为的仪式化的形式，其中包括展开翅膀，开始振动翅膀，如有需要就把其他蜜蜂推开，最后飞到空中。

生物学家所谓的“仪式化”指的是一种过程。在这一过程中，一种动物的偶然行为随着时间的推进而被变成一种有意的信号。那种偶然的行为通常是在某一特定环境中进行的一种活动的副产品，于是那种动物的行为就成了这种环境的一种可靠的指示器。嗡嗡—跑的行为很好地阐释了这种见解。当一只蜜蜂准备起飞时，它不可避免地振动翅膀，于是一只蜜蜂发出的嗡嗡声就可信地向其他蜜蜂表明，它打算起飞。在一种信号的进化中，第二步是要接收者探测到它，用它提供的信息改进决策。如果接收者得到改进的决策也有益于发送者，那么发送者将通过让信号更显著、更容易被接收者探测到而获益。

在嗡嗡—跑信号进化的早期阶段，蜂群里那些静止不动的蜜蜂也许通过回应其他起飞的蜜蜂的翅膀发出的嗡嗡声，在何时起飞的问题上改善了决策。安静的蜜蜂改善的决策可能产生了更为协调的起飞，而这也有益于活跃的蜜蜂，于是自然选择支持活跃的蜜蜂对翅膀发出嗡嗡声所做的修正，让它对安静的蜜蜂更为显著。考虑到嗡嗡—跑的当今形式，这些修正似乎包括增大翅膀发出的嗡嗡声（在嗡嗡—跑者起飞之前很久就开始发出嗡嗡声），以及给它增加奔跑和横冲直撞的行为。我觉得，嗡嗡—跑很好地证明，有时候，我们能够一窥把蜂群里的蜜蜂联系起来的那些神奇信号的进化源头。

关于嗡嗡—跑，最后一个问题是，为什么蜜蜂蜂群发展出这种信号发送系统？换句话说，为什么侦察蜂就该给蜂群里所有别的蜜蜂一个关于何时起飞的信号呢？我觉得，这种信号系统之所以发展，是因为只有漫游的侦察蜂能够感觉到蜂簇里所有蜜蜂何时该为离开做准备，嗡嗡—跑信号能够让侦察蜂把这一关键的信息传递给它们的蜂群同伴。正如我们已经看到的那样，要想让蜂群里的所有蜜蜂一起起飞，那么每只蜜蜂都必须把胸部加热到至少35℃（95℉）。但是，蜂群里的所有蜜蜂怎样才能够知道何时它们全都已经变得够热呢？一种办法是让一些蜜蜂在蜂簇里走动，沿途测量蜂群同伴的温度。然后，当经过检查发现所有蜜蜂都达到了要求的温度，它们就发出离开警报。我感觉蜂群上就是这样做的，因为我们现在获知，侦察蜂在蜂簇里迅速移动，都会停下来数秒，把胸部压在另一只蜜蜂上，制造吹哨信号。也许，每当一只侦察蜂在压另外一只蜜蜂时，它也感受后者的温度。我们现在还知道，在起飞之前数分钟猛烈地制造嗡嗡—跑信号的

是侦察蜂，当时所有蜜蜂的体温都已经达到离开所需的温度。

如果侦察蜂作为移动的温度检测器、信息综合者、团体催化剂的假说被证明是对的，那么协调蜂群起飞的机制就向我们展示出一种有趣的大型团体行为控制系统。在这样一种系统中，一小群个体积极地在团体中做调查，收集关于其整体状况的信息，然后当团体达到一种临界状态时，这些个体开始制造一种信号，激发整个团体采取一种适当的行为。蜜蜂蜂群的管理显得越来越不同凡响。

全体一致还是法定数量？

我们知道，当蜂群的侦察蜂开始制造嗡嗡—跑信号，通知非侦察蜂的蜜蜂该加热飞行肌肉了，蜂群就开始从就其未来家园做决策转向实施它的决定。截至目前，一切都很好。但是，侦察蜂如何知道何时开始制造它们的嗡嗡—跑信号？蜂群中的舞蹈开始呈现一个巢址，然后蜂群移向那个巢址，这是一种引人注目的方式。有鉴于此，我们不由得认为，侦察蜂会根据舞蹈共识的达成，来获知何时开始吹哨，就像公谊会教徒讨论并等待找到共同点，然后在意识到他们已经达到了一种“会议意识”的情况下，知道了何时开始行动。按照这种假说，侦察蜂通过为一个巢址跳舞“投票”支持它，然后采取行动并互相影响（正如我们在第六章中看到的），从而使它们的投票逐渐变成一致支持一个优越的巢址，并且在某种程度上，侦察蜂的投票模式受到了持续监督，从而让它们知道它们何时达成了一致，可以按照它们的决定开始行动。

然而，有两个事实让人对这种动人的假说产生了怀疑。其一，无论是林道尔、我还是别的任何人，都没有看到侦察蜂就它们的舞者同伴的看法进行调查的迹象，而要检验一种共识，侦察蜂肯定需要通过某种方式这么做。其次，林道尔已经看到，在他研究的19个蜂群里，有两个在舞者没有达成共识的情况下就已经起飞了。就是说，当它们起飞时，存在两个宣传两个不同巢址的强大舞者联盟（例如他的阳台蜜蜂，见图4.4）。应该忽视这些在舞者不一致的奇怪反常情况下起飞的情况吗？抑或它们是宝贵的线索，应该加以注意？

我选择注意这些线索。在和我的好友、前学生柯克·菲斯海尔所做的一系列合作研究中，我就是这么做的。他和我一样，渴望搞明白蜜蜂群落的工作方式。我第一次见到柯克是在1976年秋天，当时他报了我正在哈佛讲授的社会性昆虫生物学课。我们一拍即合。柯克和他的父亲一起养蜂多年，对蜜蜂有着极其丰富的知识。他智力超群，为人谦和，面带微笑，热爱生物学。我后来才知道，柯克非常善于摆弄小玩意儿，是一个老练的统计员，操作电脑的水平很高，非我所能及。柯克现在在利维塞得的加利福尼亚大

学任教。

尽管柯克和我现在分别生活在北美大陆的两侧，但我们却经常合作。这是因为我们都早就想知道，一个蜜蜂蜂群上的侦察蜂获知何时开始吹哨，是通过察觉到关于一个巢址的法定支持数量（足够数量的侦察蜂），还是通过察觉到蜂簇上的一种共识（侦察蜂的一致）。按照法定数量察知假说，侦察蜂通过在一个巢址那里花费时间“投票”支持它，较好的巢址处的侦察蜂的数量增加得更快。此外，通过某种途径，每个巢址处的蜜蜂监测侦察蜂的数量，从而获知支持某处的侦察蜂是否达到了门槛数量（法定数量），是否发动蜂群移向那个巢址。按照这种假说，侦察蜂没有达成一致就起飞的情况应该是这样的：在支持不同巢址的舞者仍在为它们支持的巢址跳舞之前，一个巢址就已经达到法定支持数量。

我们用在阿普尔多尔岛上做的实验检验了这两个假说。在我们的实验中，我们一次使用一个蜂群，共给四个蜂群呈现了两个一样的、都给蜜蜂提供了绝佳巢址的巢箱。我们的目标是激发蜂群热烈讨论，然后看看它们是否会在侦察蜂达成共识之前起飞（就像林道尔报告的两个蜂群那样）。在每次实验中，我们都把蜂群安置在位于岛中央的老海岸警卫队建筑的门廊上，把两个巢箱放在岩石岸边，每个巢箱都距离蜂群250米（约820英尺），但方向不同，一个位于东北，一个位于东南。我们还想普查每个巢箱内外的侦察蜂，于是把每个巢箱都贴着一个防光小屋一侧的一扇窗户放着（见图3.11）。我们这个计划起作用了！我们发现蜂群会几乎同时发现两个巢箱，并且倾向于就这两个非常具有吸引力的巢址发展一种平衡的讨论，并且当侦察蜂仍在为两个巢址热烈舞蹈时按照惯例起飞。2002年7月7日，我们目睹了标志性的景象。在下午12点04分，当数十只蜜蜂表演着生动的舞蹈，宣传着两个巢箱时，我们的蜂群却突然起飞，然后一大片的蜜蜂云分裂成了两片！两个因分裂而形成的飞行蜜蜂集团分别聚在海岸警卫队建筑的北侧和南侧。到12点09分，两个集团都开始慢慢地朝着它支持的巢箱的方向飞去。然后，两个集团朝着它们的巢箱飞行了仅仅大约40米（约130英尺）就停了下来。12点15分，我们注意到蜂群的蜂后返回了海岸警卫队的门廊，两个集团开始返回那里，并重新聚拢在了它的周围。

这一实验向我们显示，舞者达成共识并非蜂群动身前往新家的必要条件。因此，就侦察蜂如何知道何时开始吹哨，我们就可以排除共识察知假说。这一实验也为法定数量假说提供了某种支持，因为我们注意到，一旦在一个巢箱那里可以看到20～30只或者更多蜜蜂，并且往往是外面和里面数量差不多，蜂群就步调一致地开始准备飞行。就是说，它们的侦察蜂开始吹哨了。这暗示，在蜜蜂蜂群的决策体系中，20～30只蜜蜂同时出现在一个潜在巢址处是法定数量。然而，应该指出，由于侦察蜂在蜂簇处已经花费太多时间，无论何时在一个预期巢址处看到25只左右的蜜蜂都意味着，到

访并进而表达对这一巢址的支持的蜜蜂总量大约为50～100只之间。

2003年6月和7月，我们在阿普尔多尔岛做了第二个实验，寻求就侦察蜂如何知道何时开始制造它们的嗡嗡信号，直接验证法定数量察知假说。我们计划检验这一假说的一个关键预言，即：就蜂群选择的巢址延缓侦察蜂法定数量的形成，同时不干扰剩下的决策过程，应该能够延缓吹哨的开始时刻，进而延缓蜂群的起飞。这是这一假说的一个关键预言，因为如果我们发现这一预言是错误的，就会给予法定数量察知假说致命一击。

柯克和我设计出一个简单但有效的办法，来延缓法定数量的形成。我们把5个理想的巢箱并排放在了岛上的一个位置（图7.14）。这导致到访那个地方的侦察蜂被分散到5个相同的巢箱附近，而非集中在一个上。接下来，我们就会看到，蜂群一旦发现巢箱所在的地方，它多长时间后会开始吹哨并最终飞往那个地方。我们也只用1个巢箱对蜂群进行了另外一种控制检验。在对每个蜂群进行的头两次检验中，我们使用了岛上两个不同的地点，因此每次检验都以相同的方式开始，都有一只侦察蜂在一个新的地点发现一个新的巢箱。在我们检验的全部4个蜂群中，在只有1个巢箱的实验中，侦察蜂把它们的注意力集中到这一巢箱上，那里很快就聚集了一群蜜蜂，但在存在5个巢箱的实验中，它们在多个巢箱中均匀分布，从而使蜜蜂在这些巢箱处聚集得比较缓慢。相对于1个巢箱的实验，在5个巢箱的实验中，所有4个蜂群都明显推迟了开始吹哨和开始起飞的时间。在1个巢箱的实验中，从发现巢箱到开始吹哨，再到开始起飞的平均时间为162～196分钟，但在5个巢箱的实验中，这一过程的平均时间则为416～422分钟。应该指出的是，在这两种实验中，蜜蜂回到蜂群所跳摇摆舞的量没有差异。此外，在这二者之间，跳舞共识的水平也是一样的，蜜蜂总是一致地仅为巢箱所在地点跳舞。因此，似乎很显然，我们的5个巢箱实验丝毫没有干扰蜂簇的决策过程，然而它延缓了吹哨的开始和起飞的开始。这样一来，这一实验的结果就明确地支持了法定数量察知假说。



图7.14 一组5个巢箱，全都位于阿普尔多尔岛东海岸的一个地点。蜂群与此处相距250米（约820英尺），位于岛的中心（右侧）。助手阿德里安·赖克（Adrian Reich）在清点每个巢箱外的侦察蜂的数量。

基于我们于2002年和2003年在阿普尔多尔岛上做的两种实验，柯克和我断定，就侦察蜂开始吹哨从而发动蜂群为起飞做准备而言，备选巢址之一处的侦察蜂的法定数量是关键刺激因素，而非在蜂群的舞者之间的共识。但是，事实上，到了蜂群起飞的时候，侦察蜂间必须达成一致，才能够作为一个整体飞向一个单一的被选中的巢址。我们又该怎样调和我们的结论和这一事实呢？一个可能的答案是，起飞准备通常要花1个小时或者更多时间，这就为争取其他侦察蜂到访那个最佳巢址的积极反馈过程提供了充足的时间，从而在侦察蜂之间达成必要的一致。然而，情况也许并不仅仅如此。举个例子，也有可能是吹哨信号（柯克和我在2006年了解到，只有从被选中巢址那里返回的侦察蜂，才会制造吹哨信号）可以通知支持失败巢址（所有没有达到法定数量的巢址）的侦察蜂，竞争已经结束了，它们应该停止宣传这些巢址。这无疑会有助于侦察蜂就它们的新家达成完全一致，但目前仍不清楚，支持失败巢址的侦察蜂是否真的会以这种方式回应吹哨信号。

同样未知的是，侦察蜂究竟怎样察知一种法定数量。一种可能是，它们利用了视觉信息。对人类来说如此，也许对蜜蜂来说也一样，在巢穴外面用视觉探测不断移动的蜜蜂很容易，即使在巢穴里面也容易，至少在入口周

围，因为这里光线充足。关于察知巢址那里的蜜蜂的数量，触碰是另外一种可能的方式。有一个奇怪的事实是，只要一个巢址吸引了多只侦察蜂，它们就开始不断地互相接触。很多侦察蜂甚至就在预期巢址的内外做出看上去像嗡嗡—跑的行为，从而撞到了其他蜜蜂。一只蜜蜂似乎完全有可能利用与一般的侦察蜂接触的频率，或利用与特殊的嗡嗡—跑者的碰撞，来计算一个巢址处的侦察蜂同伴的数量。还有第三种可能，那就是利用嗅觉信息。站在一个潜在家园入口的侦察蜂常常扇动它们的翅膀，暴露它们的气味器官，从而释放出柠檬味的吸引信息素混合物，发出“到这里来”的信息，或许有助于其他侦察蜂发现这个特殊的地点。很有可能，随着一个巢址处的蜜蜂数量增加，吸引信息素的水平也升高了。未来的研究仍需要验证各种可能性。

为什么是法定数量？

初步思量一下，侦察蜂用法定数量察知而非共识察知来获知何时开始让它们的蜂群为飞往新家做准备，似乎有些奇怪。毕竟，一个蜂群要想成功地执行前往它选择的居所的行动，需要在舞者之间达成共识。无论是林道尔通过他的阳台蜂群和穆扎克蜂群，还是柯克和我在2002年通过我们的阿普尔多尔蜂群，都见证了当一个蜂群在其舞者就两个巢址争执不下的情况下起飞的情景。空中的蜜蜂云突然裂开，两个蜂群的飞行都陷入了停滞，最后重新结合在一起，重新在它们疲倦的蜂后落下的地方安顿下来。于是，蜜蜂中出现了大骚乱，但一事无成。

为什么侦察蜂不采用共识察知，从而避免它们的蜂群在起飞后分裂并无处可去？一个可能的原因是，对蜜蜂来说，察知跳舞的蜜蜂间的共识极为困难。或许，每只侦察蜂都将不得不调查它的侦察蜂同伴的宣传，而这涉及在蜂簇上爬行，解读舞蹈，在心里保存对这些解读的记录。在较大的蜂群上做完这一切事情极其困难，因为涉及更多的侦察蜂，所以有更多的舞蹈需要调查。然而，即使蜂群的规模增加，法定数量察知也不需要变得更加困难，因为可以把法定数量固定下来，从而独立于蜂群的规模。

侦察蜂不使用共识察知的另外一个可能原因是，法定数量察知与共识察知不同，可以让蜂群在决策的速度和精确度之间打造一种良好的平衡。首先考虑一下速度问题。如果用法定数量来充当起飞准备的触发器，那么这意味着，一旦足够多的侦察蜂都赞成一个巢址，那么即使别的很多侦察蜂仍在视察、宣传其他巢址，这些准备工作也可以开始。换句话说，如果结果可以提前被察知，那么可能就不需要等待完全一致了。如果把一致当成触发器，那么蜂群起飞准备的开始就会被达成一致所需的额外时间耽误。其结果是，蜂群蜜蜂将会消耗更多它们携带的为数不多的能量（蜜）。如果起飞准备的开始迫使蜂群把其离开推迟到了第二天（蜂群很少在下午5点

后起飞），从而在外面露营度过另外一个寒冷的夜晚，那么蜂群的能量储备将会被大大消耗。

现在再思考一下精确问题。蜜蜂使用的法定数量似乎是20～30只蜜蜂同时现身在同一个巢址（一半在里面，一半在外面），这就需要大约75只蜜蜂积极支持这一巢址，因为每只蜜蜂在这个巢址待不了多久。使用20～30只蜜蜂作为法定数量肯定有助于确保决策的精确，因为这保证在大量侦察蜂独立审查一个巢址并判断它值得支持之前，它们不会开始制造吹哨信号。如果可以获得一个较好的巢址，那么这将使蜂群极不可能选择一个较差的巢址，因为较差的巢址不会吸引（庞大的）法定数量的侦察蜂。要想考察原因，不妨设想一只侦察蜂犯了个错误，把一个较差的巢址当成一个较好的巢址，并热烈地争取其他侦察蜂支持那个巢址。当它的追随者自己去考察那个巢址时，它们会纠正它的错误，发现那个巢址不合格，避免进一步宣传那个巢址。于是，那只侦察蜂所犯的错误很快就被消除了，那个巢址处的侦察蜂的数量迅速减少，蜂群拒绝了这一质量差的巢址。我怀疑，法定数量的大小是蜜蜂决策过程的一个参量。在漫长的进化过程中，这一参量世代流传，提供了速度（受到小法定数量支持）和精确度（受到了大法定数量支持）之间的一个最佳平衡。我们会在第九章深入探讨这个问题。

有一种思想认为，如果一个团体利用法定数量而非共识来获知何时开始行动，那么在其决策中，它就能在速度和精确度之间打造一种更好的平衡。一位邻家朋友给我讲的一个故事很好地阐明了这一思想。那位朋友是一个公谊会教徒。数年前，就是否改变他们的聚会场所的地点，教会成员争执不下。他们聚会了一次又一次，一再讨论那个问题，寻求一种联合的智慧，但每次讨论都以延期做进一步考虑终结，因为他们无法达到一致。他们为什么无法达成一致呢？因为一个年长的女士坚定地认为这个提议是个错误，不肯同意，于是导致无法做出决定。如果聚会采用了法定数量，在足够数量或比例的成员同意的情况下就生效，那么要不了几个星期就会做出决定，而不是等待4年。直到那个不同意的教友去世，其余人才达成一致意见。有些决定的确需要迅速做出，哪怕选择不够完美。对一个在开阔地带临时栖居的、无家的蜜蜂蜂群来说，公谊会的处事之道极其危险，因为它对达成完全一致的耐心无休无止。

第八章 引导飞行的蜂群

那种完美的技巧让我大为惊奇

你凭借它找到了居住的洞穴，

你看似漫不经心，振翅飞过漫漫长路

从山峰飞到平原，飞越湖泊和起伏的波涛。

——托马斯·斯迈伯特（Thomas Smibert），《野地蜂》（*The Wild Earth-Bee*，1851年）

托马斯·斯迈伯特曾在他老家苏格兰看到回巢路上的大黄蜂，“飞越湖泊和起伏的波涛”。诗人不禁盛赞蜜蜂光顾远方的花朵后还能径直回家的能力。毫无疑问，蜜蜂配得上他的赞扬。我们现在知道，工蜂可以飞往在距离蜂巢10多千米的地方采集盛开的花朵中的花蜜，然后飞回来。对一种只有14毫米（约半英寸）长的生物来说，如此的距离相当可观。我们还知道，蜜蜂之所以能找到回家的路，是因为它们有天生的导航方法，就像各个时代海员所使用的方法。海员们通过这些方法在开阔的水域开辟出道路，抵达一个熟悉的港口。就蜜蜂而言，就是根据太阳的方位飞行（对海员来说，则是根据罗盘航行）不断记录变化的飞行距离，当目的地遥遥在望时，就记住目的地的某个地标。蜜蜂可以飞行这么遥远的距离却不迷路，这实在让人难以置信。20世纪50年代，卡尔·冯·弗里施和马丁·林道尔曾非常深入地探讨过这个问题。从那时起，就蜜蜂怎样引导自己飞向花朵并飞回蜂巢，生物学家做了进一步的揭示。

与此同时，一个相关的问题却被研究者忽视了，即：蜂群怎样引导自己飞向它的新家。这可能是因为，那是一个令人吃惊的问题。一个蜂群有数千只蜜蜂，飞行时形成的云团大小相当于一辆公共汽车，但不知何故，它却总是能成功地从老蜂巢飞到中途休息地，最后飞到新的居所。飞行路线通常有数百或数千米（最长可达数英里），横贯田野和森林、山顶和峡谷、沼泽和湖泊。也许，最令人惊奇的是飞行的群落如何引导自身在乡间飞行，飞到了那片景观中一个具体的点，即某片森林中一棵特定的树上的一个节孔。此外，当群落接近其目的地时，蜂群逐渐降低飞行速度，最后优雅、准确地停在新家的前门处。多达1万只的蜜蜂是怎样完成了这一定向团体飞行的壮举的呢？在最近几年里，随着数码摄像技术的引入，人们得以进行复杂的数据收集和图像处理，来跟踪飞行的蜂群中的个体蜜蜂，从而了解蜜蜂蜂群中的飞行导航机制。在这一章中，我们将审视这些机制。

我们还将看到，侦察蜂再次在我们的故事里扮演了主要角色。

蜂群追逐者

1979年夏天，我返回位于纽约州伊萨卡的家，再次和我的第一个导师和益友、康奈尔大学蜂学教授罗杰·莫尔斯“大夫”合作。数年前，“大夫”和他的学生阿方斯·阿维塔比莱（Alphonse Avitabile，现在是康涅狄格大学名誉退休教授）就发现，当一个蜂群飞往其新家时，通过嗅闻从蜂后体内不断飘出的“蜂后物质”信息素，工蜂持续监视蜂后在蜂群里的存在。这种信息素是蜂后的下颌腺分泌的物质的主要成分，是一种10碳脂肪酸，其确切的名称是反式九氧化壬烯二酸（我将把它简称作9-ODA）。如果飞行中的蜂群中的蜜蜂持续嗅到这种特殊的化学物质，会持续飞向新家所在的地方，但如果蜂后离队休息，它们嗅不到那种气味，会停止向前飞行，四处盘旋，直到找到失踪的蜂后，然后在它落下的无论什么地方围着它聚集成团。或迟或早，蜂群将再次起飞，飞向目的地。很显然，飞行中的蜂群非常小心，唯恐失去最重要的蜂后。

为了检验9-ODA是不是蜂后存在的关键指标，“大夫”和阿维塔比莱做了一个略恶毒的实验。他们设置了一些人工蜂群，把每个蜂群的蜂后都囚禁在一个小笼子里。接下来，当每个蜂群完成了寻家、正准备动身飞往它选择的巢址时，他们给5个正在起飞的工蜂的背部涂抹了9-ODA。每个被这样处理过的蜂群都最终起飞，并飞出了视线……再也没有回来！同样被这样处理过但没有工蜂被涂抹9-ODA的蜂群也已经完成起飞过程，但它们只飞出去大约50米（150英尺）就折返回来，重新聚集在被囚禁的蜂后周围。很显然，一只承载着9-ODA特殊气味的蜜蜂就足以让一个飞行的蜂群相信，它的蜂后在蜂群里。时至今日，对在这一在其他方面做得极好的实验中成了孤儿的蜂群，我仍感到悲伤。

注视着被涂抹了9-ODA的蜂群消失不见，“大夫”的兴趣来了，想知道它们怎样控制飞行。1979年，他邀请柯克·菲斯海尔（刚刚和“大夫”一起开始他的研究生学习）和我帮助他解决这一问题。我们的第一个目标很简单，就是观察蜂群飞行，从开始到结束。为做到这一点，我们决定前往阿普尔多尔岛，因为我们知道，我们在那里可以控制蜂群的飞行路径。我们带了一个中等规模（1.1万只蜜蜂）的蜂群，小心地把它和一个巢箱安置在岛上，以便在它飞行时，我们能够自始至终地在它下面奔跑。阿普尔多尔岛上的毒葛丛限制了我们在它的道路和小径上的奔跑，没有一条道路和小径是直的，但我们成功地找到一条足够直、长350米（1150英尺）的“轨道”，可以让我们在蜂群飞行期间紧紧地跟上它。我们在“轨道”的一端设下蜂群，在另一端放置了巢箱，每隔30米（约100英尺）打了一根标记桩。通过记录飞行的蜂群的中心在何时飞过每根桩子，我们以后就能够计算蜂

群在其飞行的每个阶段中的速度。

不出所料，一只来自我们的蜂群的侦察蜂很快就发现了我们设置的巢箱，为它跳舞的蜜蜂很快就开始主导侦察蜂的讨论。我们一边等侦察蜂完成商议，一边给每只为巢箱跳舞的蜜蜂涂上蓝色漆点。每隔5分钟，我们都会记录涂着蓝点、在巢箱处可见的蜜蜂的百分比。我们知道我们共涂过143只侦察蜂，发现巢箱处的侦察蜂平均有29%被涂过漆点，从而估计在起飞前约有495只（$143 = 0.29 \times 495$）蜜蜂考察过巢箱。于是，我们得知，在起飞前，在我们的1.1万只蜜蜂中，熟悉其目的地的蜜蜂不到5%。

同样有趣的是，通过蜂群飞到空中的过程，我们了解到蜂群飞行的速度。我们看到，聚集在一起的蜜蜂形成的云在野营地上空停留了约30秒钟，然后开始缓慢地朝巢箱的方向移动。它飞过头30米（约100英尺）的速度不到1千米/时（约0.5英里/时），但逐渐加速，于是在飞行150米（约500英尺）后，蜂群达到其最快速度8千米/时（约5英里/时）。最令人意外的是，在抵达新巢箱前，蜂群以某种方式使用了它的刹车器。从距离巢箱约90米开始，它逐渐降低速度，最后停止，它的中心距离它的目标不到5米（约15英尺）。在接下来的2分钟里，出现在巢箱入口处的侦察蜂的数量不断增加，20秒后有5只，50秒后有40只，90秒后有100只。它们释放出纳沙诺夫腺信息素（Nasonov gland pheromones），向不知情的蜜蜂展示进入它们的新居所的途径。在蜂群停在蜂巢前的3分钟里，落在巢箱上面的蜜蜂实在太多，结果盖住了它的前面。不久它们就一起向里面爬，制造出一个蜜蜂旋涡，慢慢地绕着入口的小洞旋转（图8.1）。6分钟后，蜂后低调地钻了进去。自蜂群抵达之后不到10分钟，几乎所有的蜜蜂都已经安全地进入新家。

虽然我愿意每天追逐蜂群，但直到25年后的2004年的夏天，我才得以继续我们的观察。那时我撞了大运，得到荷兰行为生物学家马德琳·比克曼（Madeleine Beekman）的协助。马德琳当时刚刚和我的朋友、著名的蜜蜂专家弗朗西斯·拉特尼克斯（Francis Ratnieks）在英国进行博士后研究，对蜂群飞行引导之谜产生了兴趣。马德琳和我一起在康奈尔大学进行过一个夏天的蜂群研究，成了可以获得的最佳合作者，因为她聪明、勤奋、脾气不错。她现在在澳大利亚悉尼大学任教。



图8.1 2006年，在阿普尔多尔岛上，柯克·菲斯海尔（右）和作者（左）观察蜂群进入一个巢箱。

阿普尔多尔岛上的观察计划相当粗糙，于是我们希望找办法进行改进。我们想更准确地描述蜂群的飞行行为，做控制实验。我们决定让蜂群飞过位于我的实验室旁的大片草地。我的实验室在利德尔研究站里，离康奈尔校园不远。在这块面积26公顷（65英亩）的广阔草地中间，耸立着一棵巨大的灰树（ash tree）。这棵树枝条繁茂，是一个完美的挂巢箱的所在。我们想让我们的蜂群选择这个巢箱当新家。当然，在这片草地周围树林里以及别的地方，有的是具有吸引力的筑巢空洞。但是，我已经从我在阿普尔多尔岛上的研究中领悟到，如果我以无限的耐心观察一个蜂巢，把每一只为我的巢箱之外的巢址跳舞的侦察蜂摘除，我就能将蜂群的注意力集中到我提供的巢址上。这种做法很管用。我们让很多蜂群沿着270米（约886英尺）长的飞行路径飞行，从实验室附近飞到灰树。我们把这一飞行路径分成几段，每段30米（98英尺），以便测量蜂群的飞行速度。此外，为了精确测量刚起飞的蜂群云的大小，我们还为我们的蜂群制作了一个20米×20米（约66英尺×66英尺）的“发射台”。那是一块被仔细割过草的区域，被间隔4米的桩子分成格。我们在这个区域里竖起了一根6米高的杆子，杆子上标着高度。我们把每个蜂群都安置在发射台的中央。到了起飞时，我们参照网格测量出蜂群云的长度和宽度，又参照那根杆子测量了蜂群云的顶部和底部的高度。我们还在旁边给飞行的蜂群拍下照片，以便日

后分析个体蜜蜂的运动模式。

我们开始观察三个蜂群的飞行。每个蜂群都包含大约1.15万只蜜蜂，相当于中等规模的自然蜂群。在起飞过程中，每个聚在一起的蜂群都发生过分裂，成了一片嗡嗡响的蜜蜂云，约长10米（约33英尺）、宽8米（约26英寸）、高3米（约10英尺）。这些蜂群云的底部在距离草场上的草的顶部以上约2米（约6英尺）处盘旋，从而（谢天谢地）稍稍高过我们的头顶。获知这些数据后，我们计算出，在每个蜂群云里，每只飞行的蜜蜂平均仅相隔27厘米（约10英寸）。这意味着，它们在以每立方米约50只蜜蜂（每立方英寸1.4只蜜蜂）的密度飞行（图8.2）。令人惊奇的是，这些蜜蜂尽管难保不发生空中碰撞，但相撞的情况非常罕见。

三个蜂群的飞行模式与“大夫”、柯克、我在阿普尔多尔岛上用我们的蜂群做的实验所看到的模式一致。每个蜂群刚开始都移动得非常缓慢，接着平稳加速到最快速度6千米/时（约4英里/时），最后平缓刹车，在它的新家前完全停住（图8.3）。此外，就像以前那样，我们注意到，在每个蜂群抵达其目的地后，出现了一个短暂的延迟，然后侦察蜂才开始落在入口，释放纳沙诺夫腺信息素，但一旦这种化学信号正在被释放，蜂群云里的其他蜜蜂就会迅速落到巢箱上。蜜蜂毫不犹豫地进入巢内，在10分钟的时间内，几乎所有的蜜蜂都进门并消失不见。每个蜂群都精确地执行了起飞、飞行、降落、进入这一整套移居过程，整个过程不到15分钟。



图8.2 一个飞行的蜂群在向右移动，马德琳·比克曼站在它的下面。她高举

的那个橘红色标识是一个长45厘米（18英寸）的参照物。注意蜂群云顶部那些较长的条纹，它表明蜜蜂在高速飞行。

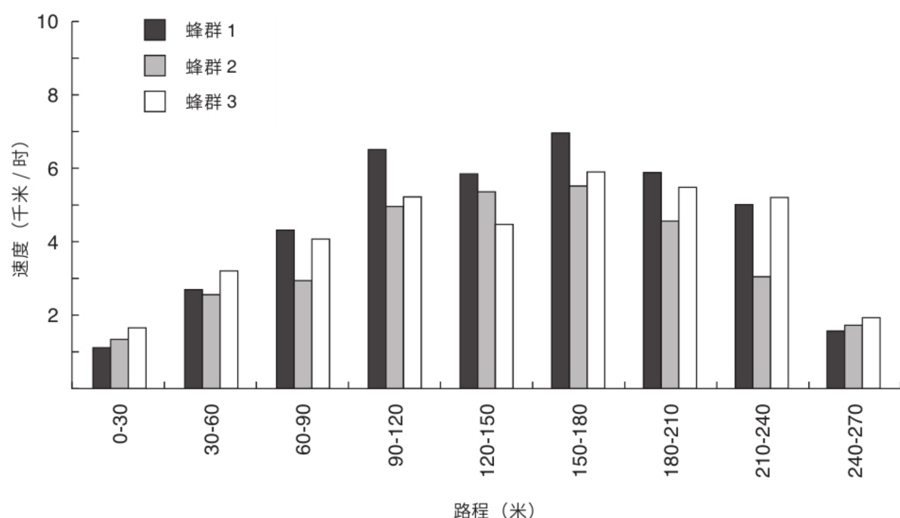


图8.3 三个蜂群飞往巢箱时的飞行速度。它们飞行了270米（约886英尺）。它们的最高速度为每小时5千米—7千米（约每小时3英里—4英里）。当蜂群进行路途更长的飞行时，它们的飞行速度可以达到每小时近12千米（约每小时7英里）。

领导者和追随者

虽然蜜蜂蜂群飞往其新家的定向精准飞行令人感到不可思议了，但使这一切成为可能的却只有很少一部分成员，因为它们知道蜂群的飞行路线和最终目的地。就像已经提到的那样，就“大夫”、柯克和我在阿普尔多尔岛上研究的蜂群而言，在蜂群飞往新家之前，到访过蜂箱并知道其确切位置的蜜蜂不足5%。后来，这一发现被苏珊娜·比尔曼和我的研究证实。在苏珊娜和我的研究中，我们准备了蜜蜂个体被标识的蜂群，用视频记录下侦察蜂的舞蹈，判定每只侦察蜂宣传的是哪个巢址。在我们研究的全部三个蜂群中，仅有1.5%～1.7%的蜜蜂为被选中的巢址跳舞。这一数字，加上支持一个优质巢址的大约50%用跳舞宣传它的蜜蜂（在柯克和我研究侦察蜂怎样在舞蹈中给巢址质量编码时，我们发现的东西，见第六章），结果每个蜂群里只有3%～4%的蜜蜂到访过被选中的巢址，因而知道它们的蜂群未来居所的准确位置。很显然，当一个蜂群飞往其新家时，它依靠的是为数不多了解情况的侦察蜂（在一个包含1万只蜜蜂的平均规模蜂群中，大约有400只侦察蜂），它们充当了剩下的全部蜜蜂的向导或领导者。这一领导者和追随者体系是这样运作的呢？

就蜂群飞往其新家时，见多识广的少数派引导无知的多数派这一现象，人们提出过三种假说。第一种假说暗示，信息从领导者向追随者的传递依靠一种化学信号。1975年，就蜂群中的侦察蜂如何通过察觉它们的蜂后释放的9-ODA察知蜂后的存在，阿方斯·阿维塔比莱、罗杰·莫尔斯、罗尔夫·波克（Rolf Boch）写过一篇论文。他们在论文中提出，侦察蜂通过释放吸引信息素的方式提供飞行引导。吸引信息素是在纳沙诺夫腺中生产的，纳沙诺夫腺是工蜂的腹部末端的气味器官的一部分（图8.4）。他们认为，侦察蜂很可能在蜂群云的前端释放这些信息素，以吸引从而指引非侦察蜂向这个方向移动。

另外两个假说认为，信息从了解情况的蜜蜂向无知的蜜蜂的传递过程是通过视觉而非嗅觉运作的。2005年，一个生物学家团提出了“精巧引导假说”。这些生物学家来自美国的普林斯顿大学和英国的利兹大学和布里斯托大学，其中包括伊恩·库赞（Iain Couzin）、延斯·克劳泽（Jens Krause）、奈吉尔·弗兰克斯、西蒙·莱文（Simon Levin）。按照这种假说，了解情况的侦察蜂并没有明显地用信号通知正确的旅行方向，而是通过倾向于飞往新家的方向引导蜂群。通过制作飞行蜂群的电脑模拟，一个正在飞行蜂群中的每只蜜蜂都在避开与任何临界距离内的其他蜂碰撞的同时，靠向临界距离外的蜜蜂并与之飞行运作一致。蜂群中的蜜蜂要么是知情的蜜蜂，它们知道要往哪飞，要么是无知的蜜蜂，不知道该往哪飞。那么在蜜蜂的飞行机制下，即使了解新家位置的个体所占比例很小，蜂群也会被它们引向新家。值得注意的是，在大的团体中，如蜜蜂蜂群中，引导方向的个体比例可能低于5%。这是一种有趣的假说，因为它显示，一个飞行蜂群中的蜜蜂不需要知道它们中的哪些蜜蜂知道飞行路线，也就是说大多数蜜蜂不知道是谁在领路。



图8.4 侦察蜂暴露它的气味器官，把它的腹部最后一段向下伸，以释放吸引信息素。（RichardBartz、Munich Makro Freak、Beamaster Hubert Seibring 摄）

第二种以视觉为基础的假说为“蜜蜂飞奔者”，是马丁·林道尔于1955年概述的。在他关于蜜蜂寻家的杰作的末尾处，林道尔报告说，他看到“几百只高速飞行的蜜蜂总是冲向蜂群云的前面，就是说，冲向巢址的方向。当蜂群云缓慢地继续沿这个方向飞行时，这些引导的蜜蜂沿着蜂群云的边界慢慢飞回来，然后再次快速地冲向前面”。蜜蜂飞奔者假说暗示，通过一再高速穿过蜂群云飞行，了解情况的蜜蜂用信号通告了正确的旅行方向。（注意：按照精巧引导假说，了解情况的蜜蜂和无知的蜜蜂以相同的速度飞行。）在蜜蜂飞奔者假说中，无知的蜜蜂就像精巧引导假说所暗示的那样行事，只是它们不但和周围的大多数邻蜂密切合作，还优先和快速飞行的邻居密切合作。因此，精巧引导假说和蜜蜂飞奔者假说之间有两个关键不同，其一是了解情况的蜜蜂（领导者）是否以高速飞行指路，其二是无知的蜜蜂（追随者）是否喜欢和高速飞行的蜜蜂密切合作。与精巧引导假说所做的电脑模拟相似的模拟显示，蜜蜂飞奔者假说是一种貌似真实的蜂群飞行引导机制。因此，蜂群飞行引导的精巧引导假说和蜜蜂飞奔者假说都有可能是真实的。亟待解决的问题是，如果两个假说都有可能成立，那么究竟哪个才是正确的。

密闭的气味器官

在描述了蜂群穿越利德尔研究站草场的飞行后，马德琳·比克曼和我设置了一个目标，即检验侦察蜂利用气味器官中产生的吸引信息素引导蜂群的假说。我们先将准备的蜂群里的每只工蜂的气味器官都堵住，然后看看这些蜂群能否定向准确、全速地在利德尔的飞行路径上飞行。

工蜂的气味器官位于腹部的背侧面，在最后一个腹节的前端。它包含数百个腺细胞（纳沙诺夫腺，由一位俄罗斯科学家于1883年首次发现，以他的名字命名）。这些腺细胞的导管开在一层膜上，这层膜把覆盖着腹部顶端的最后两块板（“背甲”）连接起来（图8.5）。分泌物（主要由柠檬醛、香叶醇、橙花酸构成，散发着怡人的柠檬香气）聚在这层膜上。这一区域通常被两片背甲重叠密封起来，但如果工蜂把腹部顶端的那一节向下弯曲，它就会暴露那层膜，释放出那种气味。你可以用一个上好的漆刷，给一只蜜蜂的最后两块背甲的连接处刷上漆。等漆干了，那两块背甲会粘在一起。这样一来，那只蜜蜂就再也无法露出气味器官。

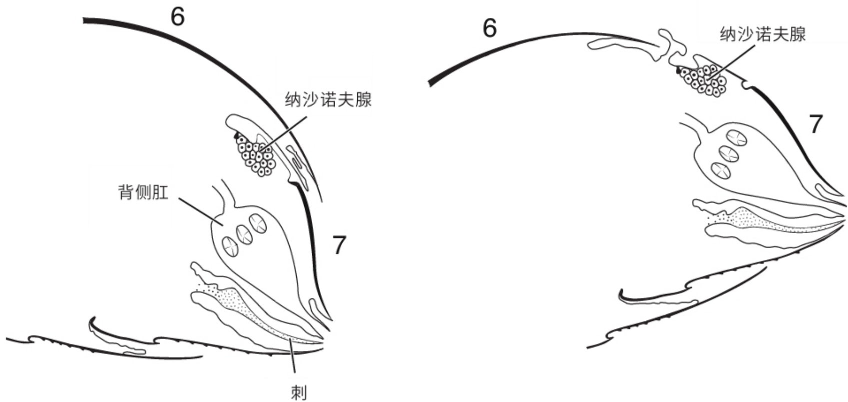


图8.5 蜜蜂腹部的节，显示出（左）息止位中闭合的气味器官，以及（右）因抬起腹部、把最后的腹节向下弯而暴露出来的气味器官。6和7指的是第6和第7腹节顶部硬化的外壳（背甲）。

我们尝试过各种漆。头几种漆容易裂开，结果几天后，很多蜜蜂都能够从气味器官中释放芳香的纳沙诺夫腺信息素。但是，我们终于发现，特斯特斯光泽瓷漆能够持久密封蜜蜂的腹节。这时候，我们开始采用一种准备检验蜂群的标准程序。首先把几组10～20只蜜蜂装进塑料袋里，放进冰箱，让它们动弹不得，然后把一组被冷冻的蜜蜂放在一块冰上，给每只蜜蜂的气味器官刷上漆，接着把仍旧动弹不得的蜜蜂和它们的蜂后倒进一个纱笼里，让它们在那里暖和过来，成为我们正在制造的人工蜂群的一部分。我们一再重复这一过程，直到我们适当地给4000只蜜蜂刷上漆，足以构成一

个小型的“处置”蜂群。为控制冷冻、刷漆、摆弄产生的任何影响，我们也准备了4000只蜜蜂的“控制”蜂群。我们在控制蜂群里做的每件事情都相同，只是我们把漆点涂到了每只蜜蜂的胸部而非腹部。

我们最终放飞六个蜂群，三个处置蜂群、三个控制蜂群。在空中时，这两种类型形成了规模相似的飞行蜜蜂云（8米长，8米宽，3米高）。最重要的是，处置蜂群和控制蜂群都直接、迅速地飞向巢箱！正如我们用大蜂群做实验时看到的那样，这些小蜂群在头90米中逐渐加速，在飞行90～120米后达到最高速度，在飞行210～240米后开始减速，在最后30米移动得非常缓慢，最后停在巢箱那里。处置蜂群最高速度分别为每小时6.8、3.6、6.8千米，而控制蜂群的最高速度分别为每小时6.7、6.4、7.2千米。（第二个处置蜂群的飞行速度比其他蜂群慢得多，因为它逆着一股强劲的风飞行，而其他所有蜂群遭遇到的最多算微风。）然而，在一个重要的方面，这两类蜂群的确行为不同。一旦它们抵达了巢箱，要进入里面，处置蜂群所用时间比控制蜂群长得多（平均为20分钟和9分钟）。为什么会这样？几乎可以肯定，这是因为处置蜂群里的侦察蜂无法用纳沙诺夫腺信息素标记它们新家的入口，帮助非侦察蜂找到它。它们肯定曾为这么做付出了努力。侦察蜂落在巢箱的三个入口上，派头十足地站在那里，鼓着肚子，翅膀呼呼作响，但它们无法弯下最后一个腹节，露出气味器官（图8.6）。（为了确定这一点，我们在每个蜂群进入巢箱后不久就抽检了250只蜜蜂，发现只有区区不到1%的蜜蜂的漆封已经裂开。）由于除了在气味器官显然发挥了重要作用的降落阶段，我们的处置蜂群和控制蜂群都完美无瑕地执行了它们的飞行，我们断定了解情况的侦察蜂没有使用纳沙诺夫腺信息素给它们无知的姐妹提供飞行引导信息。



图8.6 气味器官被密封的蜜蜂站在巢箱的前面，试图释放纳沙诺夫腺信息素。

飞奔者溪流

马德琳和我接下来开始检验蜜蜂飞奔者假说。我们相信，在观察我们的蜂群横扫草场飞往巢箱时，我们已经观察到林道尔曾经在一个飞行蜂群中看到的情况。绝大多数蜜蜂是在蜂群云中飞行，速度相当缓慢，并且还打着旋儿，但有几只蜜蜂迅速冲出蜂群云，飞向蜂群新家所在的方向。在我们看来，这与蜜蜂飞奔者假说一致。但是，我们不敢百分之百相信我们的裸眼观测，此外也无疑没有确切数据。于是，我们决定尝试使用传统的慢动作摄影，以获取确实可靠的信息，验证我们的想法。我们采用一部35毫米照相机，装上彩色胶片，胶片速度调到慢速（DIN64），曝光速度选择适中（1/30秒）。结果发现，如果我们在晴朗的天空下从侧面拍摄一个飞行的蜂群，就能够获得“捕捉”到整个蜂群云的照片。在这些照片中，在明亮的背景上，那些蜜蜂个体看上去就像小小的黑色条纹（见图8.2）。每个蜜蜂条纹的长度显示出飞行速度，条纹的倾斜度显示出相对于水平飞行的蜜蜂的飞行角度和方向。这些照片清晰无误地显示，飞行蜂群中的一小群蜜蜂的确以工蜂的最快速度（约34千米/时，或20英里/时）嗖嗖地掠过蜂群，其余蜜蜂全都以慢得多的速度嗡嗡向前。我们还发现，与那些低速飞

行的蜜蜂的条纹相比，高速飞行的蜜蜂的条纹更倾向于水平的，倾向于指示笔直的、水平的飞行。最后，我们从照片中获知，那些高速飞行的蜜蜂（飞奔者）的确主要在蜂群云的顶部飞行。这是有意义的，表明这些蜜蜂在给其他蜜蜂提供飞行方向信息，因为通过在它们的姐妹上面“流动”，映衬着明亮的天空背景，说明高速飞行的蜜蜂会选择显眼的位置以让其同伴看到它。

追踪蜜蜂的电脑视觉算法

马德琳和我在2004年开展的摄影研究给蜜蜂飞奔者假说提供了支撑，但就这一假说和精巧引导假说而言，这并非一种严密的检验。这是因为我们的照片是从一个飞行的蜂群的侧面拍摄的，无法告诉我们高速飞行的蜜蜂的飞行方向（是朝着新家，还是远离它，还是介于二者之间）。此外，解决精巧引导假说和蜜蜂飞奔者假说的关键，是要知道蜂群中高速飞行的蜜蜂是否主要飞向蜂群的新家。关于这个问题，两种假说做出过不同的预言。精巧引导假说预言，高速飞行的蜜蜂不会主要朝着新家的方向飞行，因为按照这种假说，了解情况的蜜蜂没有通过在蜂群云中高速穿梭飞行发出飞行方向的信号。相比较而言，蜜蜂飞奔者假说预言，高速飞行的蜜蜂会主要朝着新家的方向飞行，因为按照这种假说，了解情况的蜜蜂正是通过这种方式，把蜂群飞行方向的信息告知其他蜜蜂的。一些高速飞行蜜蜂可能是了解情况的蜜蜂，指示出该飞哪条路；一些可能是无知的蜜蜂，仅仅是对了解情况的蜜蜂做出反应。

2006年，由于能够追踪飞行的蜂群里的个体蜜蜂，测量每只蜜蜂的位置、飞行方向和飞行速度，结果很显然，蜂群中高速飞行的蜜蜂的确是在嗖嗖地朝着蜂群的新家飞行。因此，现在看来，蜜蜂飞奔者假说是正确的。在研发跟踪飞行蜂群中个体蜜蜂的工具方面，有两个人的贡献尤其突出。他们分别是俄亥俄州立大学电气和计算机工程教授凯文·帕西诺（Kevin Passino）和他才华横溢的研究生凯文·舒尔茨（Kevin Schultz）。

学术生活有一大益处，就是让你有机会访问其他大学，结识非凡人物，和他们中的一些人分享关于一个特殊谜团带给你的知识上的兴奋。2002年春天，在到访俄亥俄州立大学时，我结识了凯文·帕西诺。我是按照约定去那里做讲座的，而不是去征募一位工程师合作，但结识凯文时，我感觉他是个了不起的工程师，并且恰好愿意和他人联合进行科学冒险。这里有这么一个人，他为技术应用设计自动控制系统，但也喜欢从生物系统那里寻找灵感。我后来了解到，“生物仿生”在控制工程师中是个热门途径，因为生物体中的自动控制方法非常有效、健全，已经经受了数百万年自然选择的检验和调整。根据我的回忆，我们第一次见面后一致认为，我们可以合作。在觅食者力量分配和蜂群飞行引导的谜团上，我们已经找到了极好的

共同点。用凯文的话说，蜜蜂已经发展了一种“自动车辆团队的合作控制策略”。他渴望加入进来，共同探索它。

马德琳·比克曼和我刚刚证明蜂群飞行引导的信息素假说是不对的，发表了我们简单的照片分析的结果，证实了蜂群中蜜蜂飞奔者的存在，凯文就意识到，接下来需要做的是使用高清摄像机，从下面给飞行的蜂群录像。他预感到，通过利用最新的摄像技术，尤其是研发计算机视觉的工程师发明的点跟踪算法，应该有可能跟踪在摄像机上方飞行的个体蜜蜂，判定每只蜜蜂在蜂群云中的位置、飞行速度、飞行方向。于是，2006年夏天，凯文带上必要的摄像机，与柯克·菲斯海尔和我一起登上阿普尔多尔岛。我们在岛中央的老海岸警卫队建筑旁边设置了一个蜂群，把一个有吸引力的巢箱放置在250米（820英尺）外的东海岸上，给摄像机的电池充满电。我们的目标是，当蜂群在飞行路径上的两个点之间飞在摄像机的上方时，给它录像。一个点距离野营地15米（50英尺），此时蜂群刚刚起飞，仍在缓慢地移动；一个点距离野营地60米（200英尺），此时蜂群正在顺利飞行，并且飞行速度相当快。摄像机安装着一个广角镜头，因此它的视野可以把蜂群云宽度的绝大部分纳入进去。不过，它的视野还无法纳入蜂群的整个长度。摄像机也拥有非常高的快门速度，达到了万分之一秒，因此在视频记录的每一帧中，一只蜜蜂都显得像个短斑点，而非像个长条纹。那个夏天，我们取得成功的最大障碍是横扫阿普尔多尔岛的风，它使蜂群难以直接在我们的摄像机上飞行。在无风的情况下，蜂群会沿着一条可以预言的笔直线路，飞向它的新家，但在有风的时候，蜂群的飞行轨迹非常难以预言，因为乱流会吹跑飞行的蜜蜂，使它们偏离笔直的旅行路线。阿普尔多尔岛位于距缅因州南海岸6英里（9.6千米）外的大西洋中，大风司空见惯。由于风能充沛，浅滩海洋实验室于2007年在岛上竖起一台27.5米（90英尺）高的风力涡轮机，想收获一些风能。现在，实验室从这一接近无限的资源中获取它所需要的相当数量的电力。然而，在2006年6月29日和7月2日，我们交上了好运，两天都没什么风，两次都让蜂群直接飞在了摄像机上方，在15米标志处是这样，在60米标志处也是这样。蜂群沿着那条笔直的飞行路径，飞往它们的新家。

有了这两套“摄制完毕”的蜂群飞行录像，凯文·帕西诺就有了让他的博士研究生凯文·舒尔茨处理的材料。在接下来的两年里，舒尔茨创造出一种计算机算法，把数据收集程序半自动化了。大体而言，那种程序涉及检查特定的一帧图像中的每个椭圆形斑点（蜜蜂的形象），标出它的方向（它的椭圆的主轴和视频帧底边之间的角度），然后把它和下一帧代表着同一只蜜蜂的斑点配对。配对的过程涉及为第一帧上某个特定的斑点找出第二帧上和它的位置、方向最相合的斑点。接下来，把第二帧上的斑点和第三帧上的斑点配对，以此类推，一帧一帧地重复下去，以确立蜂群里的个体蜜蜂飞过摄像机背着阿普尔多尔岛的视野时的详尽轨迹。斑点的大小（椭圆形

斑点的主轴长度）指示了摄像机上方的蜜蜂的高度。于是，蜂群云顶部和底部的蜜蜂最终被区分开，甚至能够制作个体蜜蜂的飞行的三维重建。真是绝妙！

从观察数千只蜂群蜜蜂以貌似随机的行动在头顶上盘旋，到看到显示它们异常清晰的运动模式的图表，个中滋味与君难说。蜂群蜜蜂集体运动的每个细节都得到了彻底的揭示，而在帕西诺和舒尔茨设计这一在数字录像上追踪斑点的程序之前，甚至没有人能看到这些模式。人的视觉系统是一种惊人的生物计算机，能够完成令人惊奇的信息处理壮举，如立即认出多年不见的一张脸，但就连它也被这么多高速、疯狂移动的蜜蜂难倒。

这种录像分析揭示的最重要模式是，高速飞行的蜜蜂的确是在朝着被选中的居所的方向飞奔。图8.7显示了个体飞行速度与飞行方向的关系。我们能够看到，速度最快的蜜蜂直接奔向新家，而速度最慢的蜜蜂则正在朝着相反方向前进。通过比较蜂群云顶端部分和底端部分的图，我们还能看到，飞奔者主要位于蜂群的顶部，证实了马德琳和我用我们的移动蜂群的侧面视角照片察觉到的东西。图8.7显示的第三个重要特征是，飞行速度的峰值在拉长的蜂群的前端要高于其后端（蜂群云的顶端和底端都是如此）。这显示，速度最快的蜜蜂倾向于处在蜂群的前端。舒尔茨对个体蜜蜂的速度进行过烦琐的分析，发现正在朝着巢址方向飞行的蜜蜂不仅倾向于以最快的速度飞行，而且当它们从蜂群的后端移到前端时，也倾向于加速。当这种飞行速度的提升发生时，无知/追随者蜜蜂好像想“抓住”知情/领导者蜜蜂，于是在追逐蜜蜂飞奔者时加快了速度。如果真是这样，那么关于飞行方向的信息（在快速飞行的蜜蜂的飞行方向中得到了表达）和飞行速度的提高就有可能是从知情的蜜蜂向一些无知的蜜蜂传播的。通过更快的飞行，这些无知的蜜蜂将开始影响其他无知的蜜蜂。这种知情/领导者蜜蜂产生更多知情/领导者蜜蜂的连锁反应有可能对蜜蜂产生普遍的诱导，让它们飞向巢箱，并且飞得更快。这也许能够解释图8.3所显示的整个蜂群的速度何以会随着时间推移而提高。对任何试图通过在它下面奔跑来追踪一个飞向新家的蜂群的养蜂人来说，蜂群速度随着时间推移而提高肯定给他们留下了深刻印象。

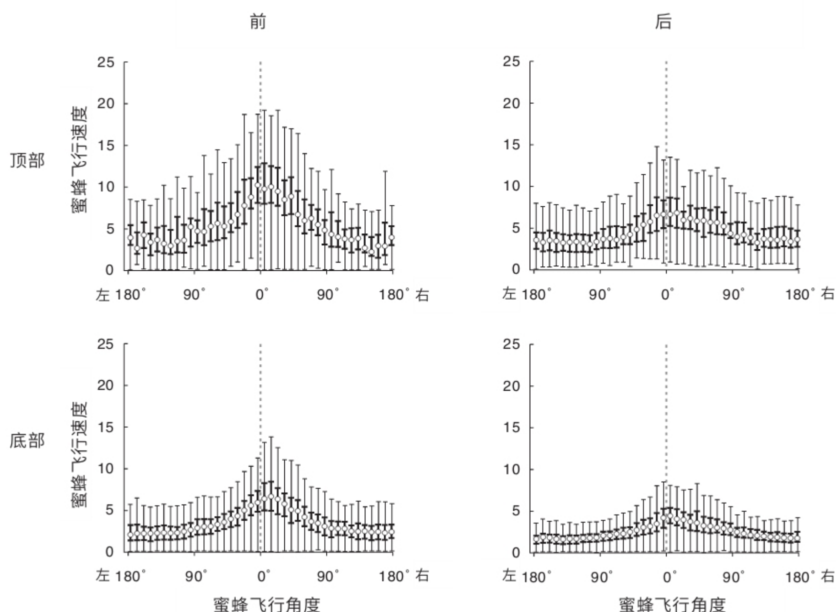


图8.7 一个飞行蜂群中蜜蜂的飞行速度和飞行角度的对比。这个蜂群已经从它的野营地飞出15米（50英尺）。飞行角度为零的蜜蜂正在径直飞向新家。其他所有蜜蜂都在以某种角度飞向居址的右侧或左侧。对飞行蜜蜂的测量在四个区域内进行，分别是蜂群云顶端和底端的前部和后部。每条垂直线的粗线部分表示50%的最接近于中值（由每条线中的空心圆指示）的测量值的范围，细线部分表示50%的最远离中值的测量值。飞行速度的单位是每一帧蜜蜂的长度。

朝着新家飞行的蜜蜂比蜂群其他蜜蜂飞得快得多这一发现使凯文·帕西诺、凯文·舒尔茨和我断定，给飞行的蜜蜂蜂群提供飞行引导的好像是蜜蜂飞奔者，而非精巧引导蜜蜂（图8.8）。然而，我们想通过做一个实验，更严格地验证蜜蜂飞奔者假说。这一实验类似于对吸引信息素假说所做的封闭器官的检验，把假说提出的引导方式封堵起来，看看这是否会使蜂群无法定向良好、全速地飞向它选中的目的地。不幸的是，还没有人成功地找出防止知情的蜜蜂高速飞行的方法。马德琳·比克曼试着把侦察蜂的翼尖剪掉1毫米左右，并且这是一种已知的降低蜜蜂最大飞行速度的办法，但她发现，这一手术导致她的蜜蜂停止出去侦察。也许别的某种方法会获得成功。把一些小翼面或短线黏在侦察蜂上面，来增加它们在飞行中感受的拖拽力？还是找到一些发生基因突变导致它们飞不快的蜜蜂？如果谁找出了防止侦察蜂飞奔的方法，那么他就会为做一种漂亮的实验创造条件。

与此同时，马德琳·比克曼和两名学生坦尼娅·拉蒂（Tanya Latty）、迈克尔·邓肯（Michael Duncan）已经用一种不同的方法，检验了蜜蜂飞奔者假说。他们设计出一个巧妙的实验，造成快速飞行的觅食蜂以一种与蜂群计划的飞行方向垂直的方向急速向上，穿过蜂群（图8.9）。如果蜜蜂飞奔者假说是正确的，那么从边缘冲到里面的觅食蜂应该在蜂群里制造彼此冲突的信息，从而干扰其飞行引导。他们发现的情况正是如此。在6个试图飞往100米（330英尺）外的一个巢箱的检验蜂群中，当觅食蜂在蜂群的飞行路径上来回冲撞时，只有1个蜂群完好无损地抵达了巢箱，但就连这个蜂群也被暂时带离了航线。其他5个蜂群全都像一般情况那样，一开始径直朝着蜂箱移动，但一旦碰到了“觅食蜂公路”，蜂群要么分裂，要么远远偏离航线。实验者还放飞了4个控制蜂群。它们与检验蜂群完全相同，但没有觅食蜂的交叉飞行。结果，他们看到，每个蜂群都待在一起，直接飞向巢箱。很显然，觅食蜂多次横穿检验蜂群的飞行路径，干扰了它们的飞行引导机制，并且肯定是通过给盘旋的蜜蜂云注入了具有误导性的视觉信息。

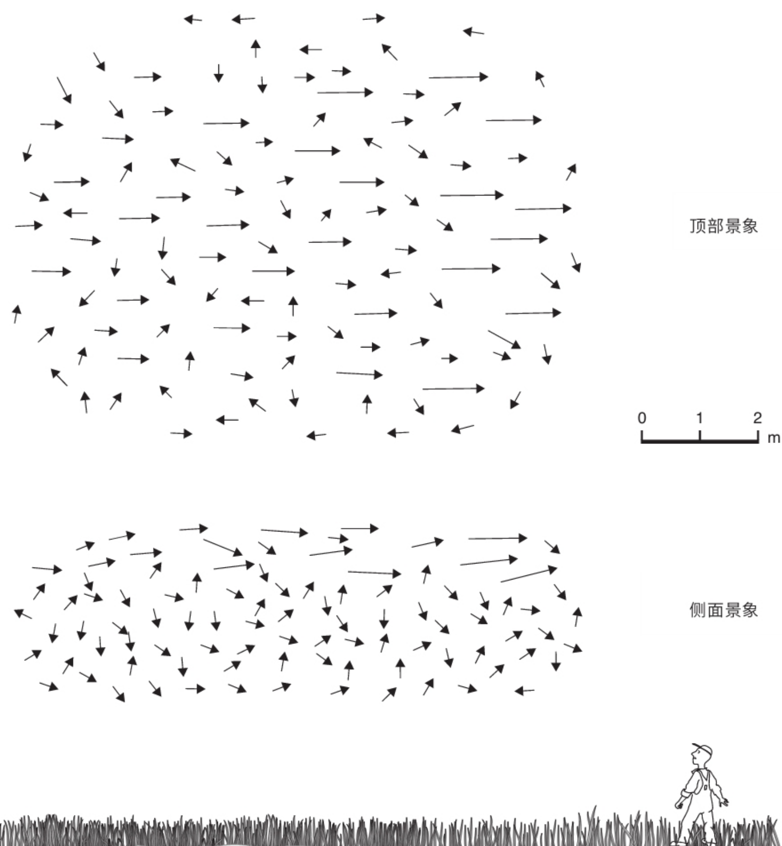


图8.8 一个飞向右侧的蜂群中的蜜蜂的速度矢量示意图。蜜蜂飞奔者主要位于蜂群云的顶部。蜂群中仅有一小部分蜜蜂的速度矢量得到了显示。

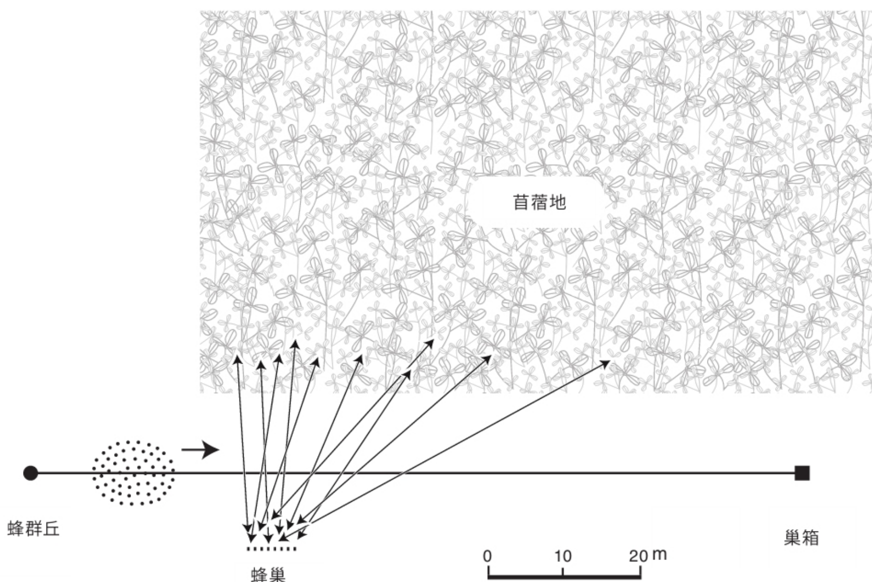


图8.9 一个检验蜜蜂飞奔者假说实验的流程图。这一实验导致蜜蜂以与蜂群飞行方向成直角的方向急速穿过飞行中的蜂群，研究人员想看看是否会干扰蜂群的飞行引导。交叉飞行蜜蜂是觅食蜂。它们正在飞出一排8个蜂巢，去附近的一块苜蓿（紫花苜蓿）地采取丰富的花蜜。

群体飞行领航员

关于蜜蜂蜂群非凡的飞行，还有很多问题有待解答。当飞行的蜂群抵达距离其新居所100米（300英尺）以内时，它怎样应用刹车器？此外，知情的蜜蜂怎样一再做穿越蜂群云的飞奔飞行？它们抵达前端时会停下来并让其他蜜蜂飞过去吗？它们会沿着蜂群底部悄悄向后飞吗？在蜂群的底部，在下面的植物的映衬下，它们也许会近乎不可见。还有，在蜂群开始飞往其新家之前，它如何确保拥有足够多了解飞行路线的蜜蜂？

只有访问过被选中的巢址的侦察蜂，才能够引导蜂群的飞行。引人注意的是，就在蜂群起飞之前不久，侦察蜂远离未来的居所，聚集在了蜂簇上。为什么会这样？我第一次目睹这一现象是在1974年8月，就在我开始读研后不久。当时，我第一次观察到一个蜂群经历其寻家过程。在我父母房屋的后面，有一块荒废的田地，里面长满盛开的一枝黄花和小白松树。在这片田地里，我设置了一个人工蜂群，把一个巢箱挂在了一棵白松树上。我的运气真好，侦察蜂选择了我粗陋的胶合板箱子，把它当作了未来的家园。没过多久，我就沿着蜂簇和巢箱之间那条150米（约500英尺）长的

道路来回奔跑，尽可能地既观察蜂群上不断增加的舞者，又观察勘察巢箱的侦察蜂不断增大的群落。在下午的一段时间，我吃惊地发现，巢箱处的蜜蜂数量骤减。在15分钟前我上一次到访时，发现有25只蜜蜂在考察巢箱，但此时我只看到了两三只蜜蜂，并且又过了两三分钟，那个地方连一只蜜蜂也没有了。这种侦察蜂兴趣的消失让我百思不得其解，直到我向蜂群的野营地瞄了一眼。我看到我的蜂群现在成了一个散开的球，里面的蜜蜂盘旋着，闪闪发亮，并且这个球正越过洒满阳光的田地，径直朝我“滚动过来”。很显然，侦察蜂已经放弃了巢箱，想在蜂簇起飞时处于蜂簇内。

从那时起，每当在蜂群中做实验时，我都将巢箱处的侦察蜂数量的明显减少作为一种指标，指示蜂群已经完成其决策，将要起飞（见图5.5和5.7）。在起飞之前不久把侦察蜂集合到蜂群中当然是有意义的，因为我们已经看到一个蜂群只有3%～4%的蜜蜂知道其飞行计划，而领航员这么少，把它们尽可能地集中起来很可能是重要的。但是，这一点究竟是怎么做到的，仍旧是一个谜。难道，侦察蜂仅仅是通过像往常那样返回蜂群集中到了蜂群上，然后在探测到起飞信号（工蜂吹哨或嗡嗡—跑）时逗留不去？或者，它们之所以聚集在蜂群上，是由于听到、感到、看到或嗅到了在巢箱那里制造的一种未知的离开迫在眉睫的信号？如果蜜蜂拥有某种秘密的东西，能够确保即将起飞的蜂群拥有众多了解情况的蜜蜂，并且这些蜜蜂能够引导它安全地飞向新家，我不会感到意外。

第九章 作为认知实体的蜂群

我是一名系统神经生物学家，

研究我们称作人脑的那三磅黏性物质怎样做决定。

——威廉·纽瑟姆（William Newsome），2008年

关于被我们称作蜂群的那三磅蜜蜂如何决定在哪里建造它的新家，这本书的前六章概述了科学家们已知的情况。这场讨论的起点是这样一个问题：一串从一根树枝上垂下来的小脑袋蜜蜂，如何能够就它们未来的居所做出一个优秀选择，如何能够及时地执行群体的决定。接下来，我们回顾了与蜜蜂寻家过程的每个具体机制相关的观察和实验证据。蜂群的这些机制巧妙、复杂，把行为、通信系统、反馈回路结合在一起。我们发现，自始至终，蜂群是一种民主决策团体，这使得我们非常容易分析它们的行为，因为当整个蜂群执行其决策程序时，我们很容易观察个体蜜蜂的所作所为。我们的运气好得有点儿不可思议，因为所有个体层面的行为都在我们眼皮底下发生，要么在蜂群的表面，要么在预期的居所，而非在紧密地挤在一起的蜂簇的深处。我们首先要设法了解蜜蜂寻家过程的具体细节，从而真正了解这一过程，这很重要。但是，现在应该离开详细的分析，通过把蜂群视为一种决策体系，来综合并总结我们已知的东西。

在这么做的过程中，我们将发现，如果把蜂群中的已知的决策机制和灵长类动物的大脑工作原理做个比较，将不无裨益。这也许像个古怪的比较，因为蜂群和大脑是截然不同的生物系统，它们的子单元蜜蜂和神经元也迥异。但是，这两种系统有基本的相似性，都是认知实体，都经过自然选择，擅长获取和处理信息，以做出决定。不仅如此，二者都是民主决策系统。就是说，它们中都不存在拥有综合知识或特殊智慧并指导其他个体采取最佳的行动路线的中央决策者。作为替代，无论是在蜂群还是大脑中，决策过程都广泛分布于一个由相对简单的信息处理单元的集合内，每个简单的信息处理单元都只拥有做出一个集体判断使用的全部信息的一小部分。我们将会看到，自然选择已经以令人惊奇的相似方式构建出蜂群和大脑，以便在一群孤陋寡闻、认知水平有限的个体中创建一种一流的决策团体。就从非常简单的部分中创建一种复杂的认知单位而言，这些相似性指向了一些基本原则。

决策的概念架构

基本来说，决策是一种信息获取和处理过程，其目的是在两个或更多选项中做出选择。因此，当一个蜜蜂蜂群进行决策时，它要获取10多个潜在居所的质量的信息，然后处理这一信息，为它的新居所选择出最称心如意的地点。关于研究灵长类动物的大脑如何进行决策，有一个不错的例子。实验中猴子被安排观察黑色背景前移动的白色圆点（图9.1）。绝大多数的圆点都随机移动，但一小部分圆点在一致地朝着两个可能的方向之一移动，或左或右。猴子已经受过训练，能够判定一致移动的圆点的运动方向是左还是右，能够通过眼睛向左边或右边的一个目标移动来显示它的判断。一致移动的圆点的比例可以变化，使信息的质量或高或低，从而使决策任务或易或难。

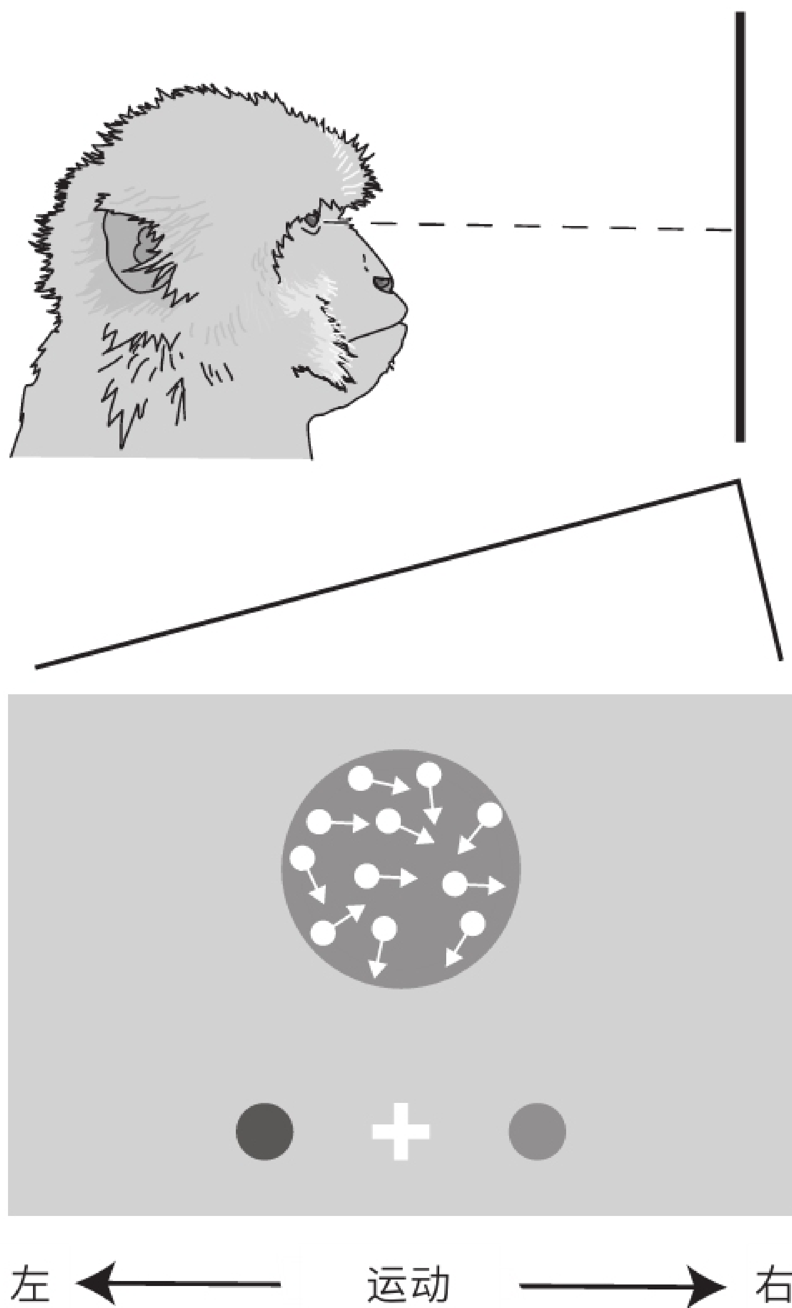


图9.1 一种知觉辨别力任务的流程。在这一流程中，猴子借助眼睛从一个

固定点（白色十字）向两个和一致运动成直线的目标（灰色圆圈）之一或左或右移动，显示它对于一种移动圆点的一致运动方向的判断。

其他行为生物学家和我曾经希望从个体蜜蜂的层面上理解蜜蜂蜂群的决策机制。与此同时，神经科学家也一直在工作，寻求在个体细胞的层面上理解人脑决策机制。通过研究执行刚刚描述过的决策任务中的猴子（充当人类的替代品），揭示人类的决策神经基础已经取得很大进展。在执行那种决策任务的过程中，猴子看到一种直观的刺激物，在两个选项（左或右）的选择检验中做出一个决定，并通过眼睛的运动来显示自己的决定。通过记录参与报告视觉信息、处理这一信息、控制眼睛运动的大脑各区域的神经活动，神经生理学家已经确定了支撑这一特殊决策任务的神经过程。

起点是大脑的中间暂时（MT）区域，它处理与猴子看到的运动有关的感觉信息（图9.2a、b）。MT区域里的每个神经元都拥有一个接受域，这个接受域对应猴子整个视野的一个特殊部分。此外，每个MT神经元都对一种特殊的运动方向有运动敏感性。就是说，当一个刺激物以偏爱的方向穿过它的接受域时，它便被激活，运转起来；当刺激物向相反的方向移动时，它则受到抑制，不会被激活。因此，MT区域里的神经元是一组方向一致运动的探测器，它们通过激活率，报告关于在猴子的视野内的特定部分里它们偏爱的方向上的运动强度的信息。作为一个集体，它们给猴脑提供了关于猴子整个视野内，移动的圆点右向和左向运动强度的信息。然而，在任何特定的瞬间，由于移动的圆点的随机性，由于MT神经元信息展示中的噪音（随机变动），这种信息多少有些模糊。

猴子决策过程的下一步发生在大脑的外侧顶内沟（LIP）区域。这一区域的神经元接收来自MT区域的输入信号，并且被组织成方向明确的积分器，随着时间推移概括对应的MT神经元提供的嘈杂的信息（图9.2a、b）。于是，随着执行决策任务时间的推进，关于猴子正在看到的东西的证据在LIP神经元中累积。举个例子，如果猴子在观察一种包含向右移动的圆点的视觉展示，发挥向右运动积分器作用的LIP神经元将逐渐提高激发率。它们的激发率提高的比例取决于刺激力量，就是说，取决于向右移动的圆点的数量。此外，与不同运动方向对应的各种积分器互相抑制。这种互相抑制的一个后果是，即使与左向和右向运动关联的LIP神经元以大约相当于最初的比例提高，后来也只有那些与较强刺激（向右运动）关联的神经元会继续提高激发率，而那些与较弱刺激（向左运动）关联的神经元会开始降低激发率（图9.2c）。每种LIP神经元总量都以与它的活跃水平成正比的程度抑制其他神经元，结果到最后，只有一种LIP神经元总量中的神经元将拥有高激发率。通过强化向左和向右刺激之间感觉到的力量差异，这种互相抑制提高了猴子的分辨力，从而帮助猴子避免尝试同时做向右和向左的眼睛运动。

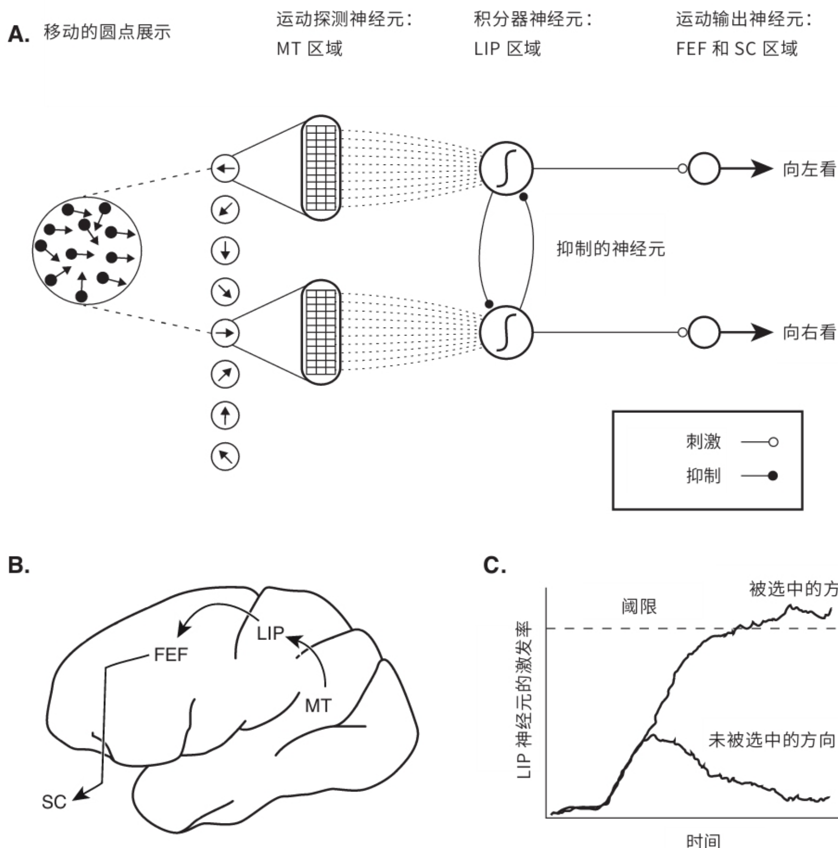


图9.2 A：支撑眼睛运动方向的决定的神经生物过程的概要。眼睛运动方向的决定是以对视觉刺激的运动方向的察知为基础的。MT区域内的神经元池从移动的圆点中吸取每个方向上的视觉运动的即时力量。对两个可能的方向的每一个运动力量的即时汇聚判断传递给了LIP区域内的积分器神经元。积分器神经元不断汇总来自MT神经元的输入，以产生对每个方向上的平均运动强度的估计。与不同方向对应的积分器神经元互相抑制，并且投射到了制造眼睛运动的神经元。B：灵长类大脑中的一些位置，与决定相关的神经活动在这些位置得到记录，其中包括中间暂时区域（MT）、外侧顶内沟区域（LIP）、额叶眼动区域（FEF）、上丘区域（SC）。C：与决定转换关联的神经活动被记录在LIP区域内。早期活动不区分两个方向，但在后来，那些与被选中的方向关联的神经元显得更加活跃，那些与未被选中的方向关联的神经元则并没有那么活跃。

当一个积分器的活动超过一个阈值，决定就被做出，一种适当方向的眼睛

运动就被启动。在猴子决策循环的最后阶段，眼睛运动是由输出（运动）神经元驱动的。这些神经元是大脑额叶眼动区域（FEF）和上丘区域（SC）的神经元，它们从LIP区域接收输出。在这里，FEC和SC的神经元还是方向明确的，每个神经元都将驱动仅仅一个方向的眼睛运动。

利奥·萨格鲁（Leo Sugrue）、格雷格·科拉多（Greg Corrado）、威廉·纽瑟姆是斯坦福大学的神经科学家。他们设计出一个有益的概念架构，来思考支撑一个简单的知觉决定的信息处理的多个阶段，就像我们一直在思考的那样（图9.3）。它们的架构包含三个阶段或转化步骤。首先，一种感觉转化把已经被动物的感觉器官显示的关于外部世界的感觉信息转换成了一种“感觉呈现”，这种呈现制作了可以在动物大脑中做进一步处理的信息。在猴子的运动探测任务中，MT神经元就是这么做的。其次，一种决定转化把感觉呈现转换成了一组采用替代行动路线的概率。在猴子的大脑中，这种转化由LIP神经元实施，因为它们把视觉运动的感觉呈现转化成一组“证据积累”，具体说来就是呈现不同运动方向的积分器的那组激发率。一个特定积分器群体中的激发水平决定了动物选择这个群体呈现的选项的相对概率。其三，一种“行动转化”把这组概率转化成为一种具体的行动。在猴脑中，最后一个行动实施过程是由FEF和SC区域里的运动输出神经元执行的，当时它们被激发率达到临界水平的LIP神经元群体激活。

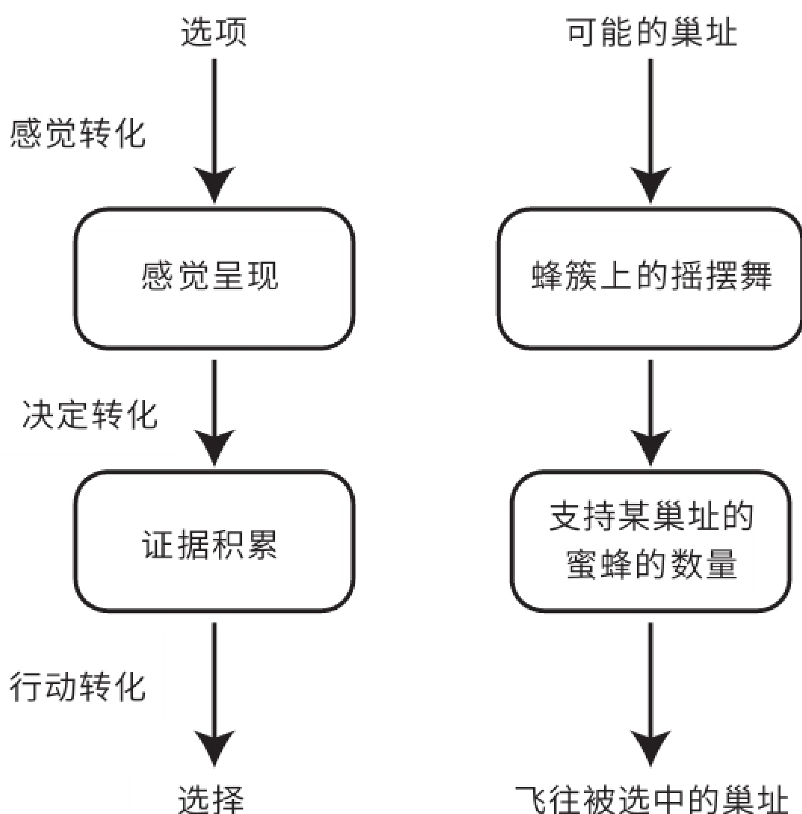


图9.3 决策的概念架构，做决定的处理阶段（左），以及这一架构在蜜蜂蜂群执行巢址决策机制上的应用（右）。

值得注意的是，尽管这种概念架构是为帮助我们理解灵长类动物（其中包括人）的大脑中的决策而设计的，但它也可以帮助我们把蜜蜂蜂群中的决策概念化。在这两种决策体系中，感觉单位都在体系内创造了外部世界的呈现。此外，在这两种体系中，对感觉呈现里的信息的处理也包含流入体系的信息（证据）互相抑制的积分器的竞争。最后，无论是在大脑还是蜂群中，决定都是在一个积分器里的证据积累达到一种足够高的（临界）水平时被做出的。

蜂群中的感觉转化

在思考蜂群和大脑之间的类似之处时，我喜欢把蜂群想象成一种暴露在外的大脑。它静静地挂在一根树枝上，但能够“看到”散布在周围广阔乡间的众多潜在巢址。正如我们已经看到的那样，赋予蜂群如此巨大的“视野”的，是由数百只侦察蜂构成的飞行队。这些侦察蜂朝着各个方向飞出数千米，搜索周围环境，寻找未来的居所。我们现在知道，当一只侦察蜂发现一个巢址足够可取、值得引起其他侦察蜂关注时，它会返回蜂群，在蜂群的表面跳起摇摆舞，报告它的发现。我们还知道，它的舞蹈的强度（所表演舞蹈循环的次数）与巢址的质量成正比。于是，一只侦察蜂相当于蜂群内的一个感觉单位，它把一个巢址的质量转化成了一种舞蹈信号的强度。还需要指出的是，每只侦察蜂都是一个巢址明确的感觉单位，因为每只侦察蜂仅报告周围地区内的一个巢址，很像每个MT神经元只报告视野的一小部分的情况。随着时间推移，当数十只侦察蜂返回蜂群并表演舞蹈，它们逐渐提供了大量关于它们发现的潜在巢址的位置和质量的感觉信息（图9.4）。这种蜜蜂舞蹈的展示可以被想象成蜂群对可能巢址的景观的感觉呈现。它类似于那种MT神经元燃烧模式，该模式形成了猴子对穿过其视野的刺激物的感觉呈现。

侦察蜂构建它们的蜂群感觉呈现的方式的几个特征值得注意，因为每个特征都为作为一种决策体系的蜂群的成功做出了贡献。

1.蜂群的感觉器官是相当大的一群侦察蜂。通过把数百只侦察蜂投入战场，蜂群通常仅仅在几个小时内，就能够收集关于潜在巢址的海量信息。举个例子，在图4.7中我们已经看到，侦察蜂一个下午就能找出、勘察、报告近12个潜在的巢址。此外，通过把信息收集任务分配给众多蜜蜂，蜂群算出各个蜜蜂为巢址跳舞的不同强度的平均数，从而提高了其信息获取的精确性。

2.侦察蜂一连数小时或数天收集感觉信息。蜂群做决定是基于对一系列感觉信息的采样。这很重要，因为这种信息是零散获得的，尤其是在刚开始的时候。我们已经看到，尽管数百只侦察蜂同时勘察，可能仍需要数个小时，才会有一只侦察蜂带着一个突出发现的消息返回。此外，即使关于所有选项的消息都已经获取，关于它们的进一步报告仍倾向于是片段的，就像图6.5所显示的那样。漫长的信息收集期能够使蜂群收集关于每个巢址的可观并因此可靠的感觉信息。

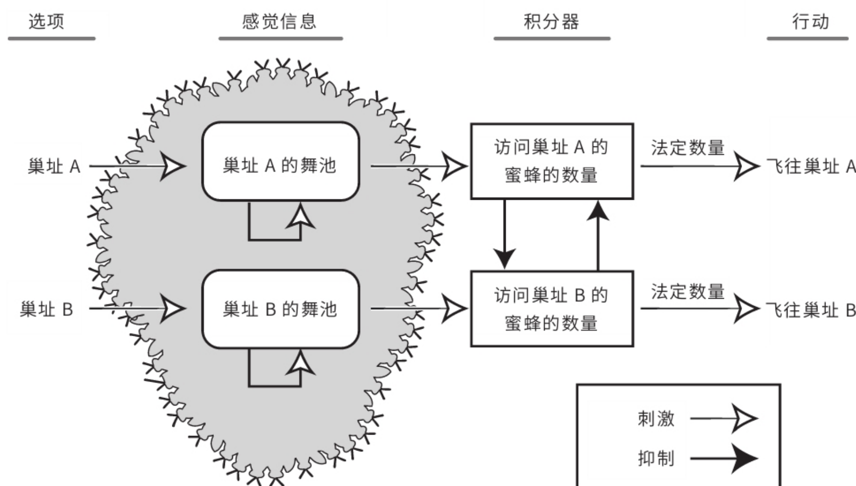


图9.4 对产生出一个巢址选择的蜜蜂蜂群中的行为过程的概括，这种选择是以潜在巢址的质量为基础的。不同的侦察蜂群体审查每个巢址，在蜂簇上的一个舞池里报告它们对巢址质量的评估。因为每只跳舞的蜜蜂都争取更多的蜜蜂为它的巢址跳舞，于是在这一报告过程中出现了自我放大（积极的反馈）。随着时间流逝，对每个巢址质量的评估逐渐积累，激发更多的蜜蜂去访问巢址。访问每个巢址的蜜蜂数量在数个小时内综合了不断积累的对每个巢址质量的评估，提供了对每个巢址相对质量的一种评估。每个巢址的蜜蜂数量是互相抑制的。当一个巢址里的蜜蜂数量达到了一个法定（临界）数量，蜂群就飞向了这个巢址。

3.每只侦察蜂都对一个巢址做出独立评估。尽管报告一个巢址的侦察蜂大多是被争取过去的，争取过程也只是把一只侦察蜂带到一个巢址那里，并不能迫使它做出对那个巢址有利的报告。作为替代，每只侦察蜂都做出独立的评估，并且自主决定返回蜂群表演舞蹈时宣传巢址的强度。侦察蜂的这种独立性意味着，一只蜜蜂犯下的评估错误不会被盲目效仿、增殖或扩大，有助于确保蜂群的感觉呈现中为一个巢址跳舞的总量能够精确地揭示巢址的质量。

5.侦察蜂随着时间流逝降低它们的舞蹈回应。即使一个巢址的质量总体上没有改变，报告它的每只侦察蜂制造的舞蹈也会随着时间流逝而逐渐变弱（见图6.9、6.10、6.11）。这一舞蹈回应的衰减逐渐净化了蜂群对较差巢址信息的感觉呈现。净化之所以发生，是因为以微弱的舞蹈报告较差巢址的侦察蜂难以吸引其他侦察蜂去侦察较差巢址，于是关于这些较差巢址的微弱报告会慢慢消失。因此，就蜂群逐渐把注意力集中在较好巢址的方式

而言，舞蹈回应的衰减也做出了贡献。

6.侦察蜂也许能够适应考察和利用之间的选择。尽管有待证明，但侦察蜂也许要在考察未知（可能较好的）巢址和利用已知巢址之间做出选择，并且它们是通过感觉蜂群上的大量舞蹈做到这一点的。如果真是这样，那么这将赋予蜂群一种管控其感觉信息摄取的手段，在蜂群的感觉呈现仍有待完善时增强它，在蜂群获取了大量感觉信息时限制它。

除了作为促进蜂群成功决策的感觉单位的侦察蜂的这六个特征，还有两个特征几乎肯定妨碍了成功的决策。首先，侦察蜂往往不同步地做报告。这意味着，无论在任何特定时刻，它们的舞蹈都易于提供一种对候选巢址真正质量的糟糕指示。举个例子，在图6.5中，我们可以看到，从10点到10点15分，这个蜂群上的全部舞蹈都支持那个容量15升、质量一般的巢箱，仿佛这是唯一可以获得的选项，因而也是最好的选项。侦察蜂报告体系的第二个缺陷是，每只侦察蜂都提供关于巢址质量的嘈杂信息。正如图6.6所显示的那样，对任何特定巢址来说，不同侦察蜂制造了数量明显不同的舞蹈循环。为了应对报告体系中这种基于时间和个人的变化，蜂群需要花数小时时间，跨越数百只蜜蜂来综合感觉信息。这一极其重要的感觉信息整合发生在蜂群决策过程的下一阶段。

蜂群中的决定转化

猴脑或蜜蜂蜂群中的决策的第二个阶段是决定转化。正是在这里，感觉呈现被转化成一组采用候选结果的概率。第二个转化的主要功能是综合嘈杂的感觉呈现，以便决策体系（大脑或蜂群）知道它总体上收到过多少支持每个选项的证据。这些证据总量决定选择不同行动路线的相对概率。

在猴脑中，MT区域内的神经元提供的感觉信息被LIP区域的神经元综合。正如上面解释的那样，呈现不同运动方向的不同LIP神经元群体受到了对应的MT神经元的刺激，并且每个LIP神经元群体随着时间推移概括它获取的输入（刺激），按照获取的总输入调整输出（燃烧率）。实际上，每个LIP神经元群体都发挥了一个积分器的作用，积累对眼睛运动的一个可能方向的支持证据，就它计算的证据量提供一种解读。因此，某一方向上视觉运动越大，对应的MT神经元提供的报告越强；相关的LIP神经元中的证据积累越快，猴子朝着这个方向移动眼睛的可能性越大。

蜜蜂蜂群中决定转化过程的运作基本上和猴脑中的一样。正如在猴脑中每个眼睛运动方向都有一个感觉信息积分器，在蜂群中每个巢址选项都有一个感觉信息积分器。每个潜在家园的积分器是访问那个巢址的蜜蜂数量（图9.4）。正如我们在第六章中已经看到的那样，由于受到它们在蜂群表面上的舞蹈的刺激，中立的侦察蜂访问了这些舞蹈所呈现的巢址。为每

个特定巢址跳的舞蹈随着支持每个巢址的侦察蜂在蜂群上来去而开始和停止，来自同一巢址的侦察蜂制造的舞蹈在强度上存在差异，因此激励更多侦察蜂去访问任何特定巢址的信号强度随时都会发生变化。但是，访问一个巢址的蜜蜂数量反映出在此前几个小时被制造出来宣传这一特定巢址的舞蹈循环总量，因此一个巢址处的蜜蜂的数量综合了关于那个巢址的嘈杂感觉/舞蹈信息。巢址越好，宣传它的舞者群体越大，为它跳舞的新来者越多。因此，支持一个特定巢址的证据（访问它的蜜蜂数量）在最佳巢址那里积累得最快。通过这种方式，最佳巢址获得成为被选中的巢址的最高概率。

猴脑中的积分器有一个重要的设计特征，就是积分器间会互相抑制。就是说，当证据在一个积分器里积累时同时抑制了证据在其他所有积分器上的积累。我们在蜜蜂蜂群中看到相同的设计特征。举个例子，在图5.7中，我们看到，在每个蜂群决策的实例中，被选中的巢址处的蜜蜂数量的急剧上升都伴着在所有被拒绝巢址处的蜜蜂数量的急剧下降，与图9.2c中显示不同的LIP神经元升或降的燃烧率模式相似。不同候选巢址处的蜜蜂群体中的互相抑制源自对有限的中立侦察蜂的争夺。因此，当为一个优越巢址所跳舞蹈的总强度以及随后访问这个巢址的蜜蜂数量增加时，就会出现对关于较差巢址争取的抑制。最后，访问较差巢址的蜜蜂数量会下降，因为当来自这些巢址的侦察蜂隐退并作为中立的侦察蜂重新进入程序（就像第六章中讨论的那样），它们有可能被争取去访问一个较好的巢址。这个巢址的舞池已经迅速增加，成了蜂群中的舞蹈主宰（见图6.7）。你可以把积分器之间的互相抑制想象成防止较空的积分器在泄漏后被重新填充的手段。

的确，猴脑和蜜蜂蜂群中另外一个共同的设计特征是它们是有漏洞的。换句话说，任何特定积分器中证据的积累都会下降，除非更多的证据流进它的里面。在第六章中，我们看到，随着一再访问一个巢址，每只侦察蜂对宣传和访问“它的”巢址的执着会逐渐衰退（图6.5和6.9），结果最终从支持对它的巢址选择的累积证据中泄露出来。证据积累的泄露是数学心理学家发展的几个模型的一个关键特征。他们之所以要发展那些模型，是为了模仿支撑灵长类动物大脑中决策的信息处理[例如，伦敦大学的马里厄斯·厄舍（Marius Usher）和斯坦福大学的詹姆斯·麦克莱兰（James McClelland）发展的“泄露、竞争的累加器模式”]。在这些模型中，泄露增加了嘈杂的证据积累时间，直到为做出一个决定已经获得足够的信息，显著改善了最终决策。如果情况发生变化，例如当一个优越的巢址被发现时，泄露也能够让决策体系更新自身。换句话说，泄露的积分器有助于体系避免制造匆忙之误。

这种对泄露功能的解释显然也适用于蜜蜂蜂群。我之所以提出这一主张，

是以凯文·帕西诺和我了解到情况为基础的，当时我们建造出一个巢址选择过程的数学模型，以考察作为决策体系的蜂群的设计。我们的模型模拟出100只侦察蜂的活动。我们给这些侦察蜂呈现的景观包含6个质量各异的巢址。每只侦察蜂都被赋予下面这些蜜蜂所有已知的行为规则：中立的侦察蜂寻找新的巢址，或被争取到访问已知的巢址；已有所属的侦察蜂评估它们的巢址，并且依据巢址的质量跳强度不同的舞蹈宣传巢址；等等。我们首先通过检验我们的模型是否能够复制真实世界的巢址选择例子，例如图5.7呈现的那些例子，来检验它的有效性。实际上，它相当出色地做到了这一点。接下来，我们用我们的模型创造了“假突变”蜂群，也就是其侦察蜂的行为与我们在自然界中看到的稍有不同，让它们来给我们展示侦察蜂行为规则的微小变化对蜂群的决策表现产生何种影响。举个例子，我们改变了侦察蜂的渠道衰减率，想看看这会对蜂群的决策速度和精确性产生何种影响。在自然界中，侦察蜂减少跳舞的强度为平均每次返回蜂群减少15次舞蹈循环（见图6.10和6.11），于是我们想看看，如果这一舞蹈衰减率被提高（达到每次返回减少35次舞蹈循环）或被降低（降至每次返回减少5个舞蹈循环），会发生什么情况。改变舞蹈衰减率也改变了积分器泄漏率，因为就在一只侦察蜂停止为一个巢址跳舞之后不久，它就不再访问那个巢址，因而从积分器那里泄露出来。

我们发现，当我们降低舞蹈的衰减率时，蜜蜂继续跳舞的时间变得更久，从巢址那里“泄露”得更慢一些，我们的模型蜂群做出决定更迅速，但精确性明显降低。它们的决策之所以恶化，是因为延缓泄露加速了其他巢址的证据积累，因此如果最佳巢址碰巧被发现晚了，一个较差巢址就能够首先积累到临界的证据水平，在巢址竞争中胜出。反之，当我们提高泄漏率，我们的模型蜂群做出决定的速度不够快，但做出的决定更为精确。它们成了迟钝的决策者，因为侦察蜂立即就会停止访问各自提议的巢址，就连最佳巢址的积分器也难于积累到临界的证据水平。我们十分高兴地发现，如果我们在自然蜂群中测量到的舞蹈衰减/侦察蜂泄漏率是这样，那么在选择它们的家园时，这些蜂群就能在速度和精确性之间保持良好的平衡。

蜂群中的行动转化

支撑决策的信息处理的最后阶段是从所有积分器的多种解读那里呈现一个单一的回应。我们现在已经知道，无论是在做眼睛运动决定的猴脑中，还是在做巢址选择的蜜蜂蜂群中，当一个积分器中的证据积累达到一种临界水平时，一种回应就会产生。在这两个体系中，从积分器状态的分布中选择一个审慎的回应只不过是这样一种回应，即让选择落在其积分器首先达到临界的证据水平的无论哪个选项上。这通常会产生一个合适的决定，因为每个选项的积分器中的相对证据水平通常反映了每个选项的相对强度或质量。举个例子，我们已经看到，候选巢址越好，为报告它而制造的舞蹈

就越强，侦察蜂在那个巢址的聚集就越快。不仅如此，每个选项感觉输入的（随着被争取者成为争取者）自我放大和各选项的积分器之间的相互抑制（通过对中立侦察蜂的争取）有助于确保最佳巢址在积累到关键证据水平的竞争中胜出，即使就像经常发生的那样，最佳候选巢址加入竞争较晚（见图4.7和5.7）。

我们已经在第七章中看到，通过法定人数检测，蜜蜂蜂群的决策体系察知一个选项何时已经积累到临界的证据水平。就是说，通过某种方式，每个候选巢址处的侦察蜂监测到那里有多少侦察蜂，并且注意到它们何时积累到采取行动所需的临界数量（法定数量）。我们也已经看到，当被选中巢址处的侦察蜂察知某种法定数量，就会返回蜂群，促成工蜂吹哨发信号，激发非侦察蜂加热飞行肌肉，从而激发蜂群为采取行动做准备。吹哨信号似乎也有可能刺激仍忠于一个落败巢址的任何侦察蜂放弃这个巢址。通过这种方式，当蜂群里的非侦察蜂正在为飞行做准备时，侦察蜂则在巩固它们必须建立的共识，以免它们在蜂群起飞时发出混淆的引导信号。终于，蜂簇里的所有蜜蜂都已经把飞行肌肉加热到适于飞行的35℃以上，用吹哨信号激发蜂群为起飞做准备的侦察蜂就开始用嗡嗡—跑信号激发蜂群起飞（见图7.13）。最后，知道飞往被选中巢址路径的侦察蜂引导蜂群按照其选择的行动路线行动。

这一决策体系的设计中的一个关键成分是法定数量的大小，因为事实证明，它强烈影响蜂群对其新家选择的速度和精确度。凯文·帕西诺和我曾反复调整我们的巢址选择过程的数学模型中法定的蜜蜂数量。我们发现，如果从正常值下调法定数量（约15只蜜蜂同时出现在巢址外面），那么就会导致蜂群做出迅速但容易出错的决定；如果上调这一数量，就会做比较缓慢但更精确一些的决定。因此，蜜蜂通常所凭借的法定数量看样子被设置得足够高，可以保证蜂群做出非常精确的决定，而非非常迅速的决定。这是合乎情理的，因为在正确做出事关生死的居所选择上，一个蜂群仅有一次机会，所以它应该认真选择，而非迅速选择。蜂群需要相当可观的一群到访过被选中的巢址的侦察蜂，以便让它们引导蜂群飞向新住址，这可能也使蜂群偏好较高的法定数量。在紧急状况下，蜜蜂的确有可能降低法定数量，例如在天气变得危险或蜂群开始挨饿的时候。通过这种方式，存在死亡危险的蜂群也许不用进一步的延误就能获得某个遮蔽所。然而，至于这种可能性是否属实，仍有待进一步的研究。

最佳设计上的聚集？

30多年前，在《哥德尔、埃舍尔、巴赫：集异璧大成》（*Gödel, Escher,Bach:An Eternal Golden Braid*）中，道格拉斯·霍夫施塔特（Douglas Hofstadter）提出了一种有趣的想法，即“蚂蚁群落在很多方面

和大脑别无二致”。他指出，在这两种体系中，较高水平的智慧从“无言的”存在的群体中显现出来，即采取行动的蚂蚁群体和燃烧的神经元群体。在霍夫施塔特出版他的著作的时代，社会决策体系和神经决策体系之间的相似性只能被模糊地看到，例如通过注意到这两种体系都在它们的活动模式中把关于外部世界的信息编码。现在我们对昆虫社会和灵长类动物大脑决策机制的了解要透彻得多，我们在过去30年了解到的东西给霍夫施塔特的那种思想提供了引人注目的支持，即：利用基本相似的信息处理方案，进化已经在蚂蚁（或蜜蜂）群落和灵长类动物的大脑中构建了的智慧力量。

我们最近已经意识到，灵长类动物的大脑和蜜蜂蜂群面临同样的基本问题，即在候选的行动路线之间做出选择。这种选择基于分散在很多组成部分中的信息，这些组成部分中没有一个会获取关于选项的综合知识。此外，就像我们已经看到的那样，偶然发现的解答是一种信息处理体系。这一体系的设计在图9.5中得到了显示。这一设计有五个关键成分：

1.感觉单位群体（Si），提供关于选项的输入。每个传感器只（嘈杂地）报告一个选项，每个传感器的输入强度和它的选项的质量成正比。

2.积分器单位群体（Ii），逐时、逐感觉单位综合感觉信息。每个积分器只积累支持一个选项的证据。

3.积分器之间的互相抑制，一个积分器中证据的增加抑制其他积分器中证据的增加，且强度不断增加。

4.积分器的泄露，因此一个积分器中证据的增加要求支持其选项的感觉证据持续输入。

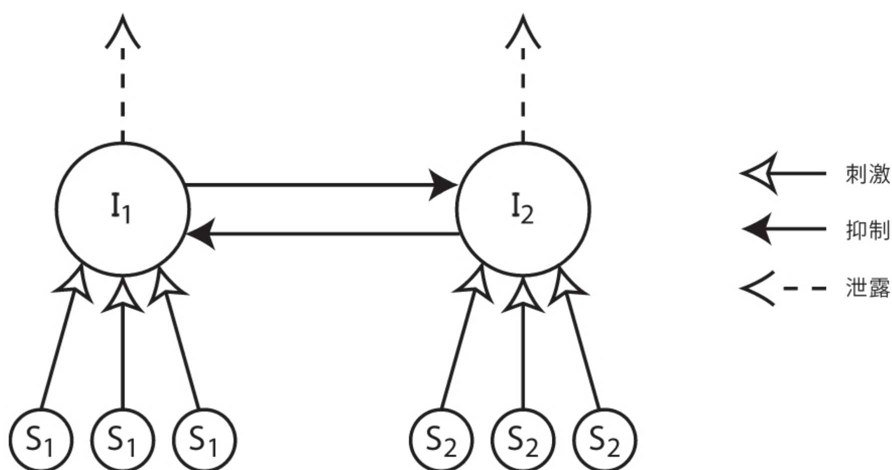


图9.5 灵长类动物大脑和蜜蜂蜂群的决策模型。无论是在大脑还是蜂群中，神经元群体或蜜蜂群体都呈现出关于选项的积累证据。这些群体（I1和I2）综合来自感觉单位（S1和S2）的嘈杂的输入，并且它们缓慢泄露积累的证据。每个群体也抑制其他群体，抑制程度与其活跃程度（神经元）或其规模（蜜蜂）成正比。

5.积分器感觉到的临界值，最终决定落在了其积分器首先积累到了一种临界的证据水平的选项上面。

由神经元或蜜蜂（还有蚂蚁。有人对岩蚁进行过一组精妙的研究，所揭示的信息处理方案和这里描述的蜜蜂的方案非常相似，不过它们有独立的进化起源）构成的决策体系的设计中存在明显的集中。那么，支撑这一集中的是什么呢？这一惊人的相似性之所以存在，很可能是因为这一设计是实施坚定、有效甚至有可能最佳的决策的一种方式。图9.5显示的方案能够实施在两个选项之间做选择的统计上的最佳策略，这在数学上已经得到证明。这就是序贯概率比检验（SPRT），它详细说明了何时停止综合更进一步的证据，以便达成一种给定的错误率。在所有可能的检验中，这种检验把任何预期的决策精确度所需的决策时间降到了最少。换句话说，这种检验已经达到决策精确性和决策速度之间的最佳平衡。

最近，英国布里斯托大学计算机科学家詹姆斯·马歇尔（James Marshall）和一组同事从理论上检查了在两个可能的居所之间二选一的简单状况下，蜂群有可能怎样实施最佳的决策。他们指出，在两个证据总量之间进行的一场竞赛中，支持一个选项的证据可以被视为反对另一个选项的证据，因此证据实际上能够作为一种单一的总量被积累。这意味着，由于时间流

逝，以及决策体系获取支持两个选项的证据，在任何一个时候仅有一个选项会积累到一种非零水平的支持它的证据。换句话说，证据的积累可以被视为一种沿着一个时间轴进行的随机漫步，那里的正方向代表支持两个选项之一的证据不断增加，负方向代表支持另一个选项的证据不断增加（图9.6）。证据线的上下移动指示那条线朝较好选项移动的趋势，那条线的锯齿凹凸度代表进来的证据的嘈杂度和不确定性。结果证明，这种决策的随机漫步或弥散模式在统计学上实施了最佳的SPRT。

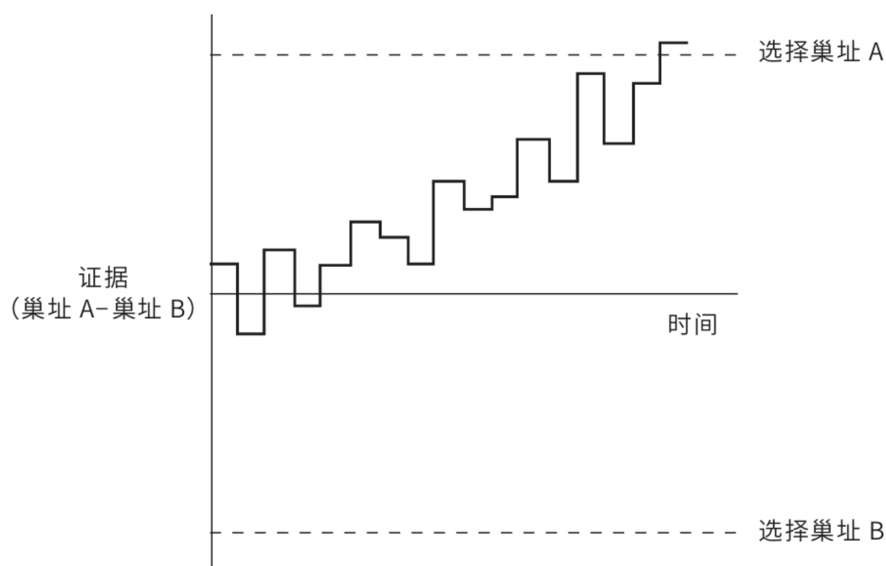


图9.6 随机漫步模式。在这一模式中，关于两个巢址的证据作为一个单一的总量被积累。关于巢址A的证据增加了总量，而关于巢址B的证据则使总量降低。当关于一个巢址的证据的净获取超过一种临界水平时，一个选择就会产生。

就蜂群在两个可能的巢址之间做出一个选择的情况而言，两个积分器（访问巢址的侦察蜂的两个群体）之间强烈的互相抑制的存在使支持一个巢址的证据有可能成为反对另一个巢址的证据。然而，只有当蜂群中存在中立的侦察蜂时，一个巢址获得支持者都以另一个巢址的支持者减少为代价，强烈的相互抑制才有可能存在。这一状况，或至少某种与它接近的情况，只是在相当晚的时候才会在决策过程中出现，此时绝大多数侦察蜂已经进入这一过程，已经变得忠于一个巢址。也正是在这时候，众多不太合意的巢址已经从竞争中被剔除出去，新的巢址只是偶然被发现。因此，就像SPRT所模拟的那样，最佳决策似乎只是在蜂群决策过程行将结束时才会发

生。但是，这也许正是需要最大决策技巧的时候，因为到了快要结束时，只有几个质量相对较高的巢址有可能仍然处在被考虑之列，使确定最佳巢址变得困难。很显然，未来需要进一步研究，以便更细致地考察在二选一情况下，蜂群中的全部侦察蜂最后变得只忠于一个巢址或另一个巢址是不是典型现象。正因如此，两个巢址之间的决策才有望以最佳状态进行。

事实证明，对二选一情况来说，SPRT是最佳的。当然，在自然界中，决策者很少面临简单的二选一情况。我们无疑已经看到，绝大多数蜂群面临的是在10多个巢址中做出选择；即使是在蜂群的审议即将结束时，获取临界的证据水平的竞赛仍往往涉及不止两个巢址。虽然如此，由于SPRT在有几个选项的情况下仍是有效的，只要一个选项比其他选项更为显著，灵长类动物的大脑和蜜蜂蜂群就有可能独立进化出相同的基本决策方案，而这正是因为它提供了最佳决策的一种优良的近似值。如果这种预感被证明是正确的，那么我们就是在审视两种在物质上不同的“思考机器”（由神经元构成的大脑和由蜜蜂构成的蜂群）在有适应性的设计中令人吃惊的集中。

第十章 蜂群的智慧

……蜜蜂就是这样运作的，

由于天性法则，这些生物

把秩序的行为传授给了人的王国。

——威廉·莎士比亚（William Shakespeare），《亨利五世》（*Henry V*，1599年）

现在让我们思考，就如何构建一个决策团体，从而使其成员的知识和脑力能够被有效安排，以产生优良的集体选择，我们人类能够从蜜蜂那里吸取什么教训。这是一个重要的课题，因为在需要做出重要决定的时候，人类对团体的依靠要多于对个人的依靠。美国之所以有陪审团、董事会、蓝带委员会、最高法院的九名法官，原因就在于此。但是，正如众所周知的那样，团体也并不总能做出聪明的决定。除非一个团体被适当组织起来，其成员的面对面审议在集思广益的情况下产生集体的论证，否则它就容易成为一个存在功能障碍的决策实体。如果是这样，那么这个团体发布的裁决就有可能给受到影响的社区带来恶劣的后果。幸运的是，就什么造就优良的团体决策这个谜团而言，寻家的蜜蜂给了我们一个出色的答案。它是一个经受了千百万年自然选择锤炼的答案，来自渐新世的化石证明蜜蜂至少已经存在3000万年。因此，它无疑是一种经过时间检验的获取集体智慧的方法。

当然，昆虫充当管理指导者肯定有其局限，我们不应该盲目模仿它们的方法。虽然如此，我仍然要主张，蜜蜂为我们展示出有效团体决策的几个原则；如果采纳这些原则，我们就能够提高人类团体决策的可靠性。这一主张的后半部分并不仅仅是假说，因为我已经把我从蜜蜂那里学到的东西应用到了人类社会，尤其是对我在康奈尔大学的同事。2005年，就在蜜蜂决策过程的研究变得清晰起来时，我成了神经生物学和行为系的系主任。为逗乐，也是为做实验，我决定把侦察蜂寻家的方法引入我的教授同人中和我们的月度教职员会议上进行商讨的方法中去。与蜂群的蜜蜂不同，我们没有面临生死决定，但我们面临的决定的确也有点困难，其中包括雇用、晋升，以及对我们紧密的学术社团有长期影响的其他事务。我可能喜欢对我的同事关于我们的集体决策的真实想法视而不见，但我认为他们对我们做的艰难决定感到满意，即使事态肯定并不如每个教授希望的那样发展。我还乐于认为，他们明显的满意反映了我们的决定是如何基于开放、公平的讨论的。无论如何，我都将在下面解释我是怎样尝试把“高效团体的五

个习惯”应用到大学里去的。我从蜜蜂那里学到这些宝贵经验。

为进一步巩固我提出的我们从蜜蜂那里学到的东西对人类意义重大的主张，我将探讨在其如何组织以产生好的决定方面，蜜蜂蜂群和新英格兰镇民大会之间一些有趣的相似点。我们为什么要把新英格兰镇民会议用作一个比较点呢？这是因为这种已经存在300多年的特殊小镇政府可以说是世界上最可靠的人类民主形式，使用一种与蜜蜂蜂群不同的集体决策程序。每年镇民大会日（一般是在三月的第一个星期二），镇上的公民就会聚在一起，举行开放的、面对面的会议，做出管理镇上每个人的行为的、具有约束力的集体决定（法律）。每次镇民会议都奇妙地混合了公共气氛和个人胆识，就像每个蜜蜂蜂群那样。我们将看到，在这两种经过验证的民主形式的内在机制中，存在引人入胜的相似性。为蜜蜂所运作良好的机制也能良好地为镇民大会所运作，我不认为这是巧合。

教训1：用共同利益和互相尊重构建由个体组成的决策团体

一个决策团体的成员要想有效地合作，就必须有相当程度的利益交集，以便形成一个合作的、具有凝聚力的单位。如果团体成员拥有相当程度的相互尊重也不无助益，这样他们就能够具有建设性地讨论彼此提出的提议，考虑其他个体的观点，并且在批判性地评估彼此想法的时刻到来时避免伤及自尊、引发愤怒。一个由彼此冲突的脾气乖戾的人构成的决策团体肯定不可能拥有有效运作所需的士气和工作关系。

寻家的蜜蜂示范了一个成员拥有共同利益和互相尊重的团体的决策机制。生物学家现在已经知道，蜜蜂群落里的每只工蜂的繁衍成功取决于整个群落的命运；除非整个群落存活并且繁殖，否则个体蜜蜂不可能成功。不仅如此，现在我们还知道，蜜蜂群落里的工蜂不能进行繁殖意味着，这些蜜蜂全都通过一个共用的渠道来传播它们的基因，即它们的母后的有繁殖力的子嗣。此外，因为这些有繁殖力的子嗣（在春天出生的蜂后和雄蜂）包含群落基因不偏不倚的样本，群落可以以很高的公平性传播工蜂的基因。于是，由于工蜂都希望它们的群落繁荣昌盛，由于一个繁荣昌盛的群落以一种近乎完美的公正性传递工蜂的基因，那么一个蜜蜂群落的工蜂为了服务共同的利益而密切合作也就不足为怪。

一个社区中的人很少能像一个蜂群中的蜜蜂那样拥有一种单一的目的，于是在应对必须一起应对的问题时，他们不能像蜜蜂那样愿意通力合作。不过，我们还是能够做一些事情，来鼓励一起工作。办法之一是，团体领导人从一开始就提醒成员，团体的福祉与他们都息息相关。举个例子，在佛蒙特州布拉德福年度镇民大会开始时，大会主席拉里·科芬（Larry Coffin）都会以传统的会议开始方式，要求与会者“出于对我们即将参与的

民主实践的尊重”沉默片刻。拉里已经担任这个职务38年，可能比州里的任何人都更了解这种工作。这温和地提醒会堂里的每个人，他们之所以聚在一起，是为了给他们的社区做决定、通过法律。与之相似的是，在康奈尔大学我所在的系里，在月度教员会议的开始，我通常会讲几句话，提醒每个人，我们的首要目标是做一些决定，这些决定将加强我们的院系，从而最终惠及我们所有人。

要促进负有决策任务的人类团体内的良好工作关系，第二个方法是要为它储备真正理性的人。这些人以尊重他人而闻名，说起话来具有建设性，与此同时又长于察觉潜在的问题，参与活跃的讨论。然而，人们往往不能够选择决策团体的成员。但是，即使是在一个工作团体的个性结构无法被塑造时，促进良好的士气的行为规范和程序做法也能够被发扬。举个例子，在佛蒙特州的布拉德福，在年度镇民大会开始时，拉里会提醒每个人直接向他这位主席提意见和看法，而非向其他公民。这有助于防止有人发脾气，推动讨论继续进行。同样地，在我们系的教员会议上，我有时候发现，我会通过指出何时相反的观点正在被没有必要地重复，温和地中止令人泄气的僵局。有两次，我不得不通过让两个教员停止个人争吵，给他们之间过热的交流降温。这样的事情再次唤起我对进行讨论的蜜蜂之间从来不存在冲突性关系的欣赏。

教训2：把领导者对团体决策的影响降至最低

蜂群蜜蜂决策过程的一个最显著的特征是，它是一种完美的民主努力，权力在蜂群的侦察蜂之间平均分配。换句话说，在蜂群的蜜蜂选择新家时，没有一个领导蜂综合来自不同源泉的信息，或指挥其他蜂该做什么。即使无疑是蜂群遗传核心、无比重要的蜂后，也只是一个旁观者。实际上，在这本书此前章节描述的很多实验中，蜂群的蜂后都被囚禁在一个“笼子”（大群的蜜蜂聚在它的周围）里，因此它在身体上和侦察蜂的审议分离，然而蜂群依然高明地选择出它的新家。通过在没有领导者的情况下运作，蜂群的侦察蜂彻底避开了做出良好群体决策的最大威胁之一，即一位颐指气使的领导者。这样一位领导者会降低一个团体的集体力量，使它难以揭开与一个问题相关的一系列可能的解决之道，难以批判性地评估这些解决之道，难以淘汰糟粕，只留下最佳的解决之道。

与蜜蜂蜂群不同，绝大多数人类团体都在一位领导者的领导下运作。因此，很显然，我们必须应对的一个突出问题，就是一个决策实体的领导者究竟该怎样采取行动，才能够促进团体进行合理的思考。我的建议是，团体领导者应该尽可能不偏不倚地处事，从而把他或她对决策过程的影响降至最低。唯其如此，一个团体才能够充分利用集体选择的力量。这意味着，在审议的开始，领导者应该限制自己对关于一些事情的中性信息发表

看法，例如问题的范围、可以用来解决问题的资源、程序规则。此外，领导者也应该避免宣传他或她希望被采纳的任何解决办法，而应该显示自己乐于看到新鲜的想法。通过不作为一个劝人改变想法的老板而作为一个不偏不倚的信息寻求者发挥作用，领导者创造出一种开放性探索的氛围，从而有助于团体利用它的整体知识，来收集广泛的可能行动路线。除了以一种非指导性的方式主持会议，领导者也应该鼓励与会者提出疑问和不同意见，甚至是批评领导者的意见。这促进了自由讨论、认真辩论。如果要彻底评估它的选项，团体就需要这些。

如果一位领导者在审议一开始就显示出不公正，或者在讨论没有在特定方向上进行时表达不高兴，那么这位领导者就有可能颠覆良好的团体决策。这两种领导方式的一个问题是，它们有可能导致一种不成熟的团体共识，因为团体的成员有意或无意寻求取悦他们的领导者。这种现象的一个例子是乔治·W.布什总统和他的外交政策团队做出的在2003年入侵伊拉克的决定。正如当时的白宫新闻发言人斯科特·麦克莱伦（Scott McClellan）所解释的那样，布什的领导风格是刚愎自用的。布什对他的外交政策顾问说，他深信萨达姆·侯赛因是个国际无赖，拥有大规模杀伤性武器，应该被除掉。很显然，布什的外交政策顾问，其中包括他的国家安全顾问康多莉扎·赖斯（Condoleezza Rice），完全按照他的思路走了下去，因为他们想取悦总统。他们几乎没有质疑总统的思考，没有投入漫长的、关于可能的其他外交手段的辩论，没有深入探究走向战争的后果。简言之，他们浪费了利用团体智慧的机会。于是，我们现在知道，仓促的、存在问题的入侵伊拉克的决定在很大程度上是基于一个人的本能感受，这个人就是乔治·W.布什。

拉里·科芬是一位绅士，他已经担任佛蒙特州布拉德福镇民大会主席近40年之久，向我们展示出一位公正的领导者如何能够促进一个团体集体智慧的出现。尽管主席拥有主持年度镇民大会的唯一权威，他或她必须永远牢记，人民的意愿是第一位的。科芬避免影响镇民意愿的一个方式是他开始对大会公布日程上的每个问题或条款的讨论的方式。举个例子，在宣读完条款后，科芬问群众："布拉德福镇将购买一辆总额不超过30.6万美元的消防车吗？你希望怎样？"不久一个镇民就会举手，科芬会准许他或她发言，对这个条款的公开审议过程就这样进行了下去。

在新英格兰镇民大会上，主席有责任确保每个登记选民都获准发言，不同观点之间的竞争公平进行，团体以合乎时宜的方式做出决定。为了履行这些责任，主席被要求不得依靠个人权威，而是依靠《罗伯特议事规则》（*Robert' s Rules of Order*）。这一规则是美国陆军工程师亨利·M.罗伯特（Henry M. Robert）少校于1876年出版的，将其作为"会议公平、有序程序指南"。如果一位主席顺从这些规则，并且带着某种谦卑如此行事，那

么镇上的公民的普遍意愿就会显现在他们应对的每个问题上。

教训3：寻求问题的不同解决办法

有时候，一个问题的结构限制了可能的解决办法。比如在开门时，我们知道我们的选择被限制在了推或拉。但是，还有一些时候，可以利用的选项则没有多少限制。那么，要解决问题，合乎逻辑的第一步就是找出大量可能的解决办法，希望其中一个被证明是极好的。正是在这里，一个民主团体能够大大超越一个专横的个人，因为一个团体寻找选项的能力能够大大超越一个形单影只的个人。如果一个团体的成员众多，多种多样且独立，那么情况尤其如此。有那么多个人带来独一无二的经验，独立寻找可能的解决办法，某人提出一个全新的选项的概率会很高，而这个选项可能正是团队需要的。

就一个多样的、其成员独立考察的大型委员会的效率而言，寻家的蜜蜂提供了一个完美的展示。正如我们已经看到的那样，一个蜂群派出数百只侦察蜂，去侦察在野营地方圆5千米或更大（至少3英里）范围内的潜在居所。每只无畏的侦察蜂都自主工作，勤勉地绕着树干和露出地面的岩石搜索，希望找到小的、黑暗的开口，进而发现适度宽敞、能够提供保护的巢穴。只要侦察蜂碰巧发现一个可能的居所，它就会仔细检查这个居所；如果发现居所可以接受，它就会返回蜂群，用摇摆舞自由地报告它的发现。这就把一个选项摆到桌面上，供进一步考虑。这就像每只宣布一个新巢址的侦察蜂对它的侦察蜂同伴说："难道我们不应该考虑一下这种可能性吗？它位于太阳右侧（或左侧）X°方向上，距离Y千米。"侦察蜂分散式的侦察过程往往持续数小时或数天，因此一个蜂群一般发现10个到20个甚至更多的可能居所就没什么可奇怪的了。很显然，蜜蜂蜂群的寻家过程是开放的，有最广泛的可能选项，从而让蜜蜂在选择最佳的可能居所的过程中有个良好的开端。

我们人类能够做些什么，以便在面对复杂的问题时，我们自己的决策团体也能发展出一套宽泛的选项并从中加以选择？考虑到蜜蜂的作为，我建议我们做四件事情：第一，要确保团体够大，足以应对挑战；第二，要确保团体由背景和看法多样的人构成；第三，促进团体成员进行独立的考察工作；第四，创造一个适宜的社交环境，让团体成员轻松自如地提出解决办法。如果一个团体采纳了全部这四种建议，就有可能对其选项进行彻底的考察。

一个团体通常无法形成团体搜寻备选解决办法的全部这四种成分，但改善它们中的一些仍不无助益。举个例子，在康奈尔大学我所在的系里，在组织一次教员会议的过程中，我无法调整其规模或构成。然而，我可以鼓励

大家就可能的解决办法进行创造性的思考，可以鼓励大家踊跃报告解决办法。为了帮助获得新的想法，我会提前向我的同事们提出问题。通过这种方式，每个人都能够在开会之前私下思考这个问题。此外，为了鼓励每个人贡献他们的想法，我会在会议开始时建议在处理问题之前先提出众多选择。我的同事们一直是优秀的“侦察蜂”，他们中的绝大多数就像跳舞的蜜蜂，自由自在地分享他们的知识，因此这种集思广益阶段迅速产生了众多提议。但是，为了确保我们在寻找一切可能的选择，我会询问每个没有发言的人，看看他们有没有需要补充的东西。通常情况下，那些比较安静的人会提出深思熟虑的提议，进一步拓宽选项的范围。

考虑到赋予一个决策团体多样化知识的重要性，有必要指出，《罗伯特议事规则》给新英格兰镇民大会提供了恰到好处的程序规则，其中包括一个巧妙的规则，有助于确保每个镇民大会参与者都有机会表达他或她在每个事情上的想法；在一个特殊的事项上，在每个想发言的人都获得机会发言一次前，任何人不可以发言超过两次。只要会议的主席严格执行这一规则，就没有人能够主宰一场讨论。这无疑促进了讨论的公平性。这也促进了讨论的效率，因为它有助于镇民大会从与会者拥有的全部知识和观点中获益并决策。很显然，亨利·M.罗伯特明白，对一个社区的审议来说，全面利用其成员的集体知识有多么重要。

教训4：通过讨论汇聚团体的知识

一个民主决策的团体面临的最大挑战，也许是把它的众多成员的知识和观点转化成作为整体的团体的单一选择。实际上，数百年来，社会哲学家和政治学家一直面临这个挑战。人类已经设计出各种投票程序，以便从一系列选项中挑选出一个，其中包括多数规则、多数获胜、加权投票方案等等。然而，社会选择的问题并非人类所独有。在众多其他物种中，都会出现同样的问题，即：当一个民主决策团体的成员意见严重分歧时，它们该怎样做出一个决定？

关于这个问题，蜜蜂的寻家过程给我们提供了一个有趣的答案。这个答案是自然选择历经数百万年塑造的。我们已经看到，蜜蜂决策过程的核心是支持不同选项（潜在的巢址）的侦察蜂群体进行的一场激烈讨论。这些群体互相竞争，以便争取到依然保持中立的侦察蜂的支持。哪个群体率先吸引到了法定数量的支持者，它就获胜。获胜的群体随后在侦察蜂之间建立共识，以便当侦察蜂引导蜂群飞往其新家时，它们已经就飞行计划完全达成一致。

就蜜蜂的社会选择体系来说，令人印象最为深刻的也许是区分好、坏选择的能力。这样一来，在侦察蜂已经发现的10多个可能的居所中，蜂群几乎

总是能够选中那个最佳的巢址。此外，我发现，就蜂群的决策技巧来说，最值得注意的是它如何从参与讨论的侦察蜂的相互依赖和独立之间的一种真正巧妙的平衡中显现出来。

之所以说侦察蜂相互依赖，是因为它们就蜂群的选择相互沟通。这种沟通是重要的，因为正是有了它，才使得一只侦察蜂获得的关于一个理想居所的消息在蜂群数百只侦察蜂之间流传。我们已经看到，一只立场已定的侦察蜂如何通过表演摇摆舞，向中立的侦察蜂推介“它的”巢址。跟随了另外一只侦察蜂的舞蹈的中立侦察蜂随后就被争取到了那个被宣传的巢址。被争取的侦察蜂能够相应地宣传那个巢址，从而把更多的侦察蜂争取到那个巢址。这样一来，访问每个巢址的侦察蜂数量就有可能飞速增加（积极的反馈）。我们还看到，巢址越好，宣传它的舞蹈越强，对它的积极反馈越大。于是，通过按照巢址质量给舞蹈宣传分等级，侦察蜂相应地使竞争倾向于有更多的侦察蜂青睐优越的巢址。一旦有利于较好巢址的倾向被确立，它就会不断增强（富者越富），因为积极反馈的过程增强了最初的倾向。中立的侦察蜂数量迟早会减少，进一步加剧侦察蜂群体之间的竞争，并最终导致蜜蜂对一个巢址的兴趣直线上升，同时对其他巢址的兴趣逐渐减少。几乎总是这样，最佳的巢址在这种胜者通吃的竞争中胜出。这一体系运转得非常好，以至于即使最佳的巢址在其他巢址被发现数小时后才被发现，它仍能够迅速地主导竞争。这种后者先至的成功之所以能出现，是因为拥护最佳巢址的群体做了力度最大的宣传，因而也收获最强的积极反馈。

互相交流的侦察蜂通过一种社会机器，综合了它们关于潜在巢址的众多信息，而它们之间的相互依赖无疑是这种机器的一个关键部分。它们的决策体系之所以拥有将其注意力集中在一个巢址上（侦察蜂的聚集）的能力，是因为它们争取沟通的能力，以及由此产生的积极反馈。但是，保证侦察蜂集中在最佳巢址上的，却是它们之间的那种虽小但至关重要的独立。每个侦察蜂都决定是否宣传一个巢址；至于宣传的强度，则基于它自己对巢址做的独立评估。任何侦察蜂都不会盲目地追随另外一只侦察蜂的意见，为它没有考察过的巢址起舞，就连碰到非常热情奔放的舞者的侦察蜂也不会如此。这很关键。如果侦察蜂盲目地模仿舞者，那么它们的决策体系就容易灾难性地放大（也是通过积极反馈）第一批发现潜在巢址的侦察蜂提供的报告中的错误。这非常像20世纪90年代末美国股市泡沫发生时的情况。当时，投资者买进电信和技术公司的股票，但他们是基于观察别人在买进什么（“传统智慧”），而非基于自己对这些公司的基本状况的认真考察。投资者不理智地一拥而上，结果把数千亿美元烂在一些公司里。这些公司缺乏真正的价值，最终破产。

侦察蜂没有奴性的模仿，而是采取明智的模仿。一只侦察蜂会模仿向它通

告一个巢址情况的舞蹈，但只是在它自己考察过那个巢址并且断定它真的值得推介之后。侦察蜂就这样利用交流的力量来帮助好的想法传播，但与此同时又避免制造关于一个较差的巢址的信息流。通过独立地评估巢址，它们明智地利用了自己的注意力。

蜜蜂已经展示了如何综合团体成员知识和见解，来为作为整体的团体做出好的选择。人类怎样才能对此加以利用呢？我有三点看法。首先，我们要以坦率讨论的形式，利用公开、公平的思想交锋的力量，来整合分散在团体成员之中的信息。其次，我们要促进团体的良好沟通，认识到这是一个成员发现的有价值的信息迅速传达至其他成员的一种途径。其三，我们要认识到，虽然对团体成员来说倾听别的成员发表的见解很重要，但不可或缺的是，他们要批判性地倾听，就被讨论的选项形成自己的见解，独立地表达他们的观点。

新英格兰城镇的居民应该熟悉这三个原则，因为那里的镇民大会是以一种传统的方式召开的，居民在镇民大会日聚在一起，通过面对面的讨论做出决定。就像蜜蜂参与彬彬有礼但自由自在的讨论，镇上的居民也进行有礼貌但活泼的观点交换。就像蜜蜂用简洁的舞蹈分享他们关于巢址的知识和见解，镇上的居民也通过简短的发言贡献他们关于消防车、桥梁维修、税率的见识和感受。就像蜜蜂基于独立的评估（通过舞蹈和访问）表达对巢址的支持，镇上的居民基于他们的个人判断，表示（通过高喊、起立或使用手写的选票）对条款的支持。无论是在蜂群还是镇民大会上，决策过程的核心都是一场公开的思想竞争。这些思想被公开地分享，但却是私下评估产生的。

康奈尔大学我所在的系的教员们该怎样利用已知的蜜蜂审议方式，以便在我们的会议中做出明智的决定？首先，就像侦察蜂通过广泛搜索可能的居所来开始艰苦的工作，我们通过广泛审视我们的选项，开始应对一个艰难的事项（就像上面描述的那样）。接下来，我们采用和侦察蜂相同的办法，也就是友好的思想竞争，把众多个人头脑里的不同信息转化成一个被选中的行动路线。为交换意见，我通常会这么说：“嗨，伙计们，让我们讨论一下这些想法。”这真的管用。我的绝大多数同事乐于分享他们的想法，并且当我在房间里走动，请那些比较安静的人说说他们的想法时，他们也会被拖入讨论。这种方法最大的好处之一是，它能够让不同的个体为解决问题做出不同的贡献。关于一个提议，某个人也许会提及我们此前忽视的某个情况。另外一个人会说他或她不理解上一个人的观点，第三个人会加以澄清。某人接着会说，一个提议的某个方面让他或她感到困惑，其他人会同意或不同意这一点并做出解释。如果会议进展顺利，那么讨论也会顺利进行。

一旦觉得一切需要说的大体上已经说完，并且我的同事们表示他们已经拥

有足够做决定的信息，我们就会表决。过去我们一般通过举手表决，但现在采用匿名投票。一些人最初有些犹豫。“除了任职决定，我们以前从没这么做过！”但是，我解释说，我真的想了解每个人的独立见解，让他们免于遭受有可能导致顺从的同辈压力。在此之后，他们认识到，要想知道我们对一个问题的真正的集体判断，秘密投票表决是最佳方式。

教训5：运用法定数量来平衡凝聚力、精确性和速度

有人也许会认为，当一个民主团体必须做出一个决定，并且这个决定将被用于团体中的每个人时，最好让讨论不受阻碍地继续下去，直到参与者的观点围绕着一个一致的选择结合起来。毕竟，如果一个问题有一个基本的正确解答，那么彻底讨论细节，直到所有人都接受了这个解答，也许会比较有利。这既会确保做出准确的决定，也会促使人们广泛接受这个决定。然而，有时候，不存在符合所有人利益的解答。在此情况下，即使进行更多的讨论，也不可能达成一致，最佳的办法也许是通过投票，结束激烈的讨论。但是，即使是在存在一个最佳解答的情况下（对那些有共同利益的团体有可能是这样），有时并不需要继续讨论到达成完全的一致。把更多的时间投入决策过程通常会伴随着代价的积累，进一步讨论不断积累的代价最后有可能超过收益。

就决策团体做出准确的决定并且节省时间来说，寻家的蜜蜂给我们展示出一个聪明的方法。它们的方法是让侦察蜂做出法定数量的回应。就是说，当一个临界数量（法定数量）的个体支持一个选项时，让侦察蜂的行为发生剧烈变化。让我们回顾一下这是如何运作的。我们已经看到，蜂群里的蜜蜂必须准确选择才能生存，必须待在一起才能生存，因此关于它们的新家，它们必须做出一个准确的决定。我们也已经看到，在搜寻可能的居所和公开讨论哪个居所为最佳居所的过程中，这些蜜蜂会投入大量时间，有时候达数天之久。我们还看到，一旦一个潜在居所处的侦察蜂群体超过一个临界数量或法定数量，访问这个巢址的侦察蜂就会突然改变行为，返回蜂群并发出吹哨信号。它们的吹哨信号会诱发数千只非侦察蜂加热飞行肌肉，为蜂群飞往被选中的巢址做好准备。这种吹哨或许还告知支持其他巢址的侦察蜂（没有达到法定数量），它们应该停止宣传、访问那些巢址，而这反过来会加速侦察蜂之间的共识构建。就这样，由于支持获胜巢址的侦察蜂达到了法定数量，这些侦察蜂的行为发生了关键性转变（吹哨）。如此一来一旦足以保证做出一个选择巢址的准确决定的证据积累起来，蜜蜂蜂群的决策体系就有办法加速共识的形成。了不起！侦察蜂鲜明的法定数量回应还有一个好处，就是还在侦察蜂远未达成共识时，它就能够让蜂群里的数千只非侦察蜂开始飞行准备。这进一步缩短了蜂群危险地悬挂在一根摇摆的树枝上的时间。

法定数量回应也能帮助那些需要达成一致的人类决策团体，让它们以高度的准确性和尽可能快的速度做到这一点。举个例子，在我们系的教员会议中，当我们面对一个较大的决定，无论如何都要通过一致的表决加以解决，例如是否推荐一个助理教授获得伴有任期的晋升时，我们会在讨论期间定期举行测验性投票（秘密投票），看看我们距离达成共识还有多远。如果投票显示我们距离达成一致还很远，那么我们全都知道，要想达到众人一心，还需要更为细致的讨论。但是，如果投票显示我们接近于达成一致，支持少数派立场的那几个人通常会意识到，集体决定基本上已经达成，延长讨论徒劳无益，最好转变到多数派的立场，以构建所需的共识。因此，进行测验性投票的设计能够让决策团体的成员获知他们所需的信息，来做出法定数量的回应，加速他们的共识构筑。当然，就像在蜂群中，在人类团体中，当需要做出法定数量回应以避免牺牲团体决策的精确性时，个体应该以较高的门槛运作。我认为，我们的教员会议就是这样。尽管我拿不准，但我估计，只有当至少80%的教员（大约20个人中有16人）达成一致时，为了达成共识，我的其他同事才会改变投票方向（和想法？）。通过法定数量回应合众为一？是的，但这么做要小心，法定数量要设定得足够大，以确保社区做出准确的决策。

结语

60多年前，马丁·林道尔偶然发现一撮胡须一样悬挂在灌木丛上的蜜蜂。他注意到一个奇怪的现象：蜂群上的几只蜜蜂在跳摇摆舞，因为沾着烟灰而发黑，因为沾着砖尘而发红，因为沾着泥土而发灰。它们为什么这么脏？他猜想，有没有可能，当绝大多数蜂群蜜蜂在灌木丛里安静地宿营时，这些肮脏的舞者正在外面寻找巢址？凭借这一偶然的发现，以及它激发的顿悟，林道尔开始探索蜂群蜜蜂寻找家园的谜团。后来，他将这一探索描述为他一生中“最美妙的经历”。

这本书回顾了林道尔和他的科学继承人如何解决一串蜜蜂聪明地选择它们的新居所这个谜团。我们已经看到，这一决定是由一个蜜蜂搜寻委员会做出的。这个委员会由数百只侦察蜂构成，它们以前都曾经充当过觅食蜂，但已经不再拜访鲜艳的花朵，转而考察起黑暗的空穴。我们也已经看到，这些家园猎人搜索了候选的居所，通过表演舞蹈分享了它们的发现，就何为最佳展开了连续的讨论，最终就蜂群的新家达成一致。侦察蜂的集体智慧几乎总是选择最佳的选项，从而使蜂群占据的巢穴既提供良好的保护，也提供足够的空间来储存大量的蜂蜜。为在冬天里取暖，群落将消耗这些蜂蜜。

我们现在知道，就一个由有着共同利益的个体构成的团体怎样才能构建它们的团体，从而发挥一个有效的决策实体的功能，侦察蜂进行的民主决策给我们提供了深刻的教训。侦察蜂为何如此擅长团体决策？我们有必要留意下面三个关键成分，即：确定一系列不同的选项，自由地分享关于这些选项的信息，综合这些信息以做出最佳的选择。

引人注目的是，侦察蜂是在没有领导者指导的情况下做所有这些事情的。这么做无疑使蜜蜂避开了良好的团体决策面临的最大陷阱之一，即专横跋扈的领导者。这样的领导者会提倡一个特殊的结果，从而妨碍团体决策，使它不能对选项进行深入而广泛的审查。但是，侦察蜂缺乏领导者也意味着，它们在运作时，没有谁负责陈述团体的目标，界定团体做决定的办法，在会议中使团体不偏离正轨，促进团体成员间的平衡讨论，在做出决定时加以确定，从而不能享受以上各种益处。蜂群的侦察蜂之所以能在缺乏监督的情况下密切合作，在一定程度上是因为每只侦察蜂都有做出一个良好决定的强烈动机，它们的蜂群有赖于侦察蜂找到一个足够安全、大小合适的生活场所。没有领导的侦察蜂的成功也得益于它们只有一个需要解决的问题（于是，关于它们的目标不存在困惑，它们的讨论也不存在偏离主题的倾向），得益于它们拥有植入它们的神经系统的程序规则（因此不

需要让某个个体来界定并执行它们的程序规则）。就这样，寻家的蜜蜂提醒我们，一个民主团体的领导者主要负责塑造团体审议的程序，而非其结果。蜜蜂们也证明，如果团体成员就它们面临的问题达成一致，就它们将用来做出决定的草案达成一致，那么即使没有领导者，一个民主决策团体仍能够良好运转。

每个决策机构面临的首个挑战是确定可能的选项。在理想状况下，它的成员会发现一切相关的可能性。我们已经看到，通过广泛搜寻预期的巢址，发现数十个候选巢址，寻家的侦察蜂逐渐接近这一理想。蜜蜂在发现一系列广泛的选项上取得的成功反映出两样东西。其一，它们是一个大团体，通常有数百个个体，于是它们把相当多的蜜蜂力量投入对可能的居所的搜寻。其二，它们是一个具有多样性的考察者团队，没有两个个体会勘察周围乡村的同一块区域。举个例子，一只蜜蜂会飞向一个方向，检查在某个山坡上的一棵树里发现的布满灰尘的节孔；与此同时，其他侦察蜂伙伴会飞向各个方向，勘察建筑裂缝、被放弃的啄木鸟巢，以及它们碰上的无论什么可能的地方。侦察蜂考察未来居所地点的不同也许反映的是它们以前作为觅食蜂时工作地点的不同、它们“个性”的不同（某只蜜蜂喜欢到远处寻找，而其他蜜蜂希望就近寻找）以及这些因素和其他因素结合的不同。无论侦察蜂侦察地点不同的原因是什么，结果都是它们发现了各种各样的可能生活场所。这种多样性使它们的至少一个发现可以给蜜蜂提供一个优质的家园。

除了在发现选择方面做得不错，决策团体的成员也必须在分享它们的发现消息方面表现优良。如果一个个体不公开它的发现消息，而是将其保密，那么信息就不会被使用，并且这有可能导致团体做出一个糟糕的决定。设想团体中的某个成员发现一个一流选项，但没有将其透露给别人，那么团体就无法把这一信息纳入它们的讨论。鉴于透露所有与团体决策相关的私下信息的极端重要性，难怪当蜜蜂蜂群里的一只侦察蜂确定一个潜在巢址并且考察之后，如认为这里价值很高，就会迅速飞回蜂簇，激动地宣布自己的发现。我们已经看到，侦察蜂这么做是通过表演一种摇摆舞，把其发现的方位、距离、合意性加以公布。小小的侦察蜂认为自己发现的房产的价值越高，它表演的舞蹈循环次数就越多，舞蹈争取到的还在保持中立的侦察蜂也越多。我们也已经看到，最先发现潜在巢址居所的侦察蜂尤其倾向于持续地宣布它的发现，也许是为了确保它们（最初）独自拥有的信息可以传递给他人，从而成为蜂群公开信息库的一部分。也有必要指出，每只侦察蜂都可以自由地宣传它发现的任何巢址，即使那是一个相对较差的巢址。那么，在某种意义上，在蜜蜂蜂群中，所有观点都受到了欢迎和尊重，所有的见解或许都可以被表达出来。

一旦一个决策团体收集并共享关于它的选择的信息，接下来要做的就是综

合这些信息，选出获胜者。我们已经看到，蜜蜂以一种非常巧妙的方式做到了这一点，支持各种巢址的侦察蜂进行过坦率的讨论。这种讨论的运作非常像政治选举，因为有多个候选者（巢址），有为不同的候选者做的互相竞争的宣传（摇摆舞），有支持这样那样的候选者的个体（支持一个巢址的侦察蜂），有一个中立选民群体（尚未忠于某个巢址的侦察蜂）。每个巢址的支持者也有可能变得无动于衷，重新成为中立的选民。选举的结果非常倾向于支持最佳巢址，既是因为这个巢址的支持者会制造最佳的舞蹈宣传，因而能最快地争取到改变立场的蜜蜂，也是因为这个巢址的支持者会最慢地回归中立选民地位。支持一个巢址（通常是最佳巢址）最终彻底主导竞争，以至于每只侦察蜂都仅支持一个巢址。一种没有异议的一致达成了。需要指出的是，尽管侦察蜂的决策方式忠于一种共识，蜜蜂们并没有为达成共识而把冲突降至最低。具体说来，就是在具体讨论中没有压制不同的意见。不仅如此，也不存在要求社会服从的压力。作为替代，每只侦察蜂都基于它自己对巢址做的个人评估，自主地做出是否支持一个巢址的决定，而不管其他蜜蜂对巢址的判断。于是，蜜蜂通过举行公开的讨论综合关于它们的选择信息，最佳巢址因为其优越性而在讨论中胜出，就像一再被判断的那样。做出判断的、具有独立头脑的侦察蜂即使没有数百个，也至少有数十个之多。

数百万年来，蜜蜂蜂群中的侦察蜂承担着为它们的群落选出适宜家园的任务。在如此漫长的进化过程中，自然选择构建出这些昆虫的搜索委员会，以便它们做出最佳的决定。现在，我们人类终于有幸了解了这一巧妙的选择过程的运作方式，以及运用这一知识来改善我们生活的机会。有人曾经说，蜜蜂是上帝派来的信使，要向我们展示，我们应该在甜蜜、美好、和平中生活。无论这是不是真的，我都相信，蜜蜂寻家的故事能够让人们对这些美丽的小生命感到惊奇。我希望这种惊奇之光照射到这本书的每一页。

致谢

我最应该感谢的人是我的妻子罗宾。我在阿普尔多尔岛上与她相识，与她一起在那个经常刮风的岛上从事研究蜜蜂的冒险。她有着犀利的新英格兰智慧，喜爱在距离海岸约10千米外的北大西洋上工作，在过去30多年里坚定地支持我的工作，给这本书中所描述的探索带来了很多欢乐。

我也应该感谢我的女儿萨伦（Saren）和马伊拉（Maira），感谢她们容忍她们的父亲和蜜蜂的爱恋，感谢她们和我们在偏远的营地里共度时光。我们的营地在缅因州遥远的朋布鲁克牛湾外。我尤其感激她们对我的写作所提的意见，以及她们建议我用“蜜蜂的民主”作为书名。

在过去25年里，一些研究生、大学本科做研究的学生、夏季田野助手让我在康奈尔大学的实验室充满活力。没有他们的帮助，这本书里描述的很多工作就不可能开展。在这本书里，我已经感谢过所有参与调查蜂群蜜蜂各种谜团的学生。但是，在这里，我还想感谢所有的研究助手。得益于他们的眼睛、耳朵、手和大脑，众多研究才得以进行。他们是苏珊娜·比尔曼-迪韦尔（Susannah Buhrman-Deever）、西沃恩·卡利（Siobhan Cully）、罗伯特·法斯克（Robert Fathke）、马德琳·吉拉德（Madeleine Girard）、肖恩·格里芬（Sean Griffin）、本杰明·兰德（Benjamin Land）、萨莎·米赫耶夫（Sasha Mikheyev）、马里耶勒·纽瑟姆、吉尔斯通·帕斯特（Kirston Pastor）、阿德里安·赖克、伊桑·沃尔夫森-西利。

我与我的合作者保持的亲密伙伴关系也是不可或缺的。他们是马德琳·比克曼、已故的罗杰·A.莫尔斯、凯文·帕西诺、于尔根·陶茨、柯克·菲斯海尔。没有他们热心帮助推动工作向前，这里报告的博物学调查、基于主体的建模研究、录像分析及众多实验调查就不可能完成。就合作研究蜂群的运作方式来说，与这五个人的深情厚谊为之增添了很大乐趣。

我要特别感谢我早期的导师。他们是贝恩德·海因里希、贝尔特·霍尔多布勒、已故的马丁·林道尔、已故的罗杰·A.莫尔斯、爱德华·O.威尔逊。他们分享了他们的科学智慧。当我在20世纪70年代中期开始认真地研究蜜蜂时，他们给了我鼓励。对他们持久的友谊、引导和支持，我也甚为感激。如果一切如愿，每个人都会在这本书中看到他们施加的明显影响。举个例子，这本书的书名就是为了向贝恩德·海因里希的杰作《大黄蜂经济学》（*Bumblebee Economics*）致敬而取的。

我还要感谢一些科学家同人。多年以来，他们的工作和友谊一直是我的知识和灵感之源。他们是克莱格·阿德勒（Kraig Adler）、安德鲁·贝斯

（Andrew Bass）、库斯·比斯梅尔（Koos Biesmeijer）、尼古拉斯·布里顿（Nicholas Britton）、尼古拉斯·考尔德伦（Nicholas Calderone）、斯科特·卡马金（Scott Camazine）、拉里萨·康拉特（Larissa Conradt）、伊恩·库赞、布赖恩·丹佛（Brian Danforth）、弗雷德·戴尔（Fred Dyer）、已故的乔治·艾克沃特（George Eickwort）、迈克尔·恩格尔（Michael Engel）、汤姆·艾斯纳（Tom Eisner）、约瑟夫·费乔（Joseph Fetcho）、奈吉尔·弗兰克斯、罗纳德·霍伊（Ronald Hoy）、巴雷特·克莱因（Barrett Klein）、苏珊娜·屈恩霍尔茨（Susannah Kühnholz）、埃格伯特·利（Egbert Leigh）、克里斯蒂安·李斯特（Christian List）、詹姆斯·马歇尔、希瑟·马蒂拉（Heather Mattila）、马修·梅塞尔森、兰道夫·门泽尔（Randolf Menzel）、萨莎·米赫耶夫、玛丽·迈尔斯科（Mary Myerscough）、中村俊（Jun Nakamula）、弗朗西斯·拉特尼克斯、克恩·里夫（Kern Reeve）、吉恩·鲁滨逊、保罗·谢尔曼（Paul Sherman）、戴维·塔佩（David Tarpy）、克雷格·托维（Craig Tovey）、沃尔特·钦克尔（Walter Tschinkel）、吕迪格·魏纳（Rüdiger Wehner）、安雅·魏登米勒（Anja Weidenmüller）、戴维·S.威尔逊（David S. Wilson）。

我运气不错，在过去10年里结识了生物学界外的几个杰出人物。弗兰克·布莱恩（Frank Bryan）是佛蒙特大学政治学教授和新英格兰镇民大会方面的世界级权威，给我传授了很多专业知识，还把我介绍给了长期担任佛蒙特州布拉福德镇民大会主席的拉里·科芬。我最感激拉里先生和布拉福德的公民，他们让我观摩了镇民大会日的民主决议过程。保罗·许亚姆斯（Paul Hyams）是康奈尔大学中世纪史教授，指导我学习人类民主史，帮助我合理地把我从蜜蜂那里学到的东西应用到人类事务上。迈克尔·莫布森（Michael Mauboussin）是里格-梅森资本管理公司的首席投资策略师，向我显示了蜜蜂的搜索委员会和人类投资委员会之间的联系，友好地允许我从他的论文《一致的观察者》（“Consilient Observer”）中借来我的最后一章的标题“蜂群的智慧”。约翰·米勒（John Miller）是卡内基-梅隆大学社会学和决策学教授，友好地帮我联系到圣菲研究所（Santa Fe Institute）。这个杰出的研究机构促进了支持研究小组对集体决策的研究。这一研究把来自工程学、经济学、神经生物学、行为学等领域的人们聚在一起。我非常幸运，不仅被这些非生物学家“拖离了路线”，还了解了很多美妙的思想。这些思想有助于理解一个缺乏领导的行动者体系何以能够创造一种集体智慧。

我在康奈尔愉快地度过了24年。这很大程度上是因为我在漫长的岁月里培养的个人关系。我要感谢我在康奈尔大学的同人，其中包括神经生物学和行为系的职员和同事。伊萨卡以阴云惨淡著称，是他们让那些阴云惨淡的日子熠熠生辉。我非常感激约翰·M.金斯伯里。他是浅滩海洋实验室富有远见的创建者，很早就认识到了在那个崎岖不平的岛上建立一个用于研究生

教育的生物学田野站的价值，并且在1975年欢迎我（和我的蜜蜂）前往。我还要感谢浅滩海洋实验室的前主任约翰·海泽（John Heiser）、吉姆·莫林（Jim Morin）和现任主任威廉·比米斯（William Bemis），因为他们让实验室成了考察自然的一个乐园，无论是在陆上还是海上。

这些年来，我从亚历山大·冯·洪堡基金会、美国哲学学会、国家地理基金会、国家科学基金会、美国农业部获得过资金支持，为此我一直心存感激。

在过去这些年里，我曾经与各种编辑合作。他们帮助我把我关于蜜蜂的发现呈现给广大读者，其中包括《科学美国人》（*Scientific American*，1981年和1985年）的丹尼斯·弗拉纳根（Dennis Flanagan）和乔纳森·皮尔（Jonathan Piel），《美国科学家》（*American Scientist*，1982年、1989年和2006年）的琳达·彼得森（Linda Peterson）、唐·坎宁安（Don Cunningham）和费内拉·桑德斯（Fenella Saunders），《科学》（*The Science*，1987年）的罗伯特·赖特（Robert Wright），《自然历史》（*Natural History*，2002年）的丽贝卡·芬妮尔（Rebecca Finnel），《蜂文化》（*Bee Culture*，1998—2009年）的吉姆·弗洛塔姆（Kim Flottum），《德意志蜜蜂杂志》（*Deutsches Bienen Journal*，2009年）的西尔克·贝克道夫（Silke Beckedolf）。我至为感激在向一般读者传递给人感觉像做科学的东西方面，他们给予的鼓励和建议，其中包括景观和声音、数据收集的乏味、愉快的事件、出于好奇的痴迷、纯粹的发现之乐。

我要感谢审阅过部分手稿的人，其中包括贝恩德·海因里希、詹姆斯·马歇尔、迈克尔·莫布森、凯文·舒尔茨、马伊拉·西利。两位密切的合作者凯文·帕西诺和柯克·菲斯海尔很友善，审读了整个文本。我非常感激斯科特·卡马金、马尔科·克莱因亨茨、罗斯玛丽·林道尔（Rosemarie Lindauer），感谢他们提供了照片。

我还想感谢玛格丽特·C.纳尔逊（Margaret C. Nelson），我们的合作非常愉快，她为这本书绘制了所有的插图。如果没有她以精确的线条画描绘蜜蜂行为的天赋，如果没有她把我粗略的草图变成准确的电脑图像的技能，这本书的视觉吸引力将降低很多。我非常感激普林斯顿大学出版社的几位人士，其中包括生物学和地球科学编辑艾利森·卡勒特（Alison Kalett），她一直在提供支持和出色的指导；斯蒂芬妮·韦克斯勒（Stefani Wexler），他帮助把一切汇聚起来；卡尔米纳·阿尔瓦雷斯（Carmina Alvarez）和希思·伦夫罗（Heath Renfroe），他们分别设计了这本书，在这本书的整个生产过程中加以指导。唐·霍尔（Dawn Hall）编辑了整个文稿，一直都在展示她著名的勤勉和技巧。

对以上所有的人，我衷心地表示感谢。

注释

（所示页码为原书页码，即本书边页码）

第一章 导论

Page 3: Quote of George Bernard Shaw, from Shaw, G. B. 1903. *Man and Superman*. Act II, line 79. The University Press, Cambridge, MA.

Page 3: The scope and economic value of honeybee pollination is reviewed in detail in two classic works. McGregor, S. E. 1976. *Insect Pollination of Cultivated Crop Plants.* Agricultural Handbook 496. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Washington DC; and Free, J. B. 1993. *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, London.

Page 3: Bee taxonomists tell us that there are at least nine species of honeybees, all members of the genus *Apis*. The biology and geographic distribution of each species, including the familiar western honeybee, *Apis mellifera*, are described in detail in Ruttner, F. 1988. *Biogeography and Taxonomy of Honeybees*. Springer-Verlag, Berlin. A recent paper updates what is known about the living and fossil honeybees (genus *Apis*), and discusses the biogeography of these bees given the remarkable discovery recently of a fossil honeybee (*Apis nearctica*) recovered from paper shales of Nevada in the western United States. See Engel, M. S., I. A. Hinojosa-Diaz, and A. Rasnitsyn. 2009. A honey bee from the Miocene of Nevada and the biogeography of *Apis* (Hymenoptera: Apidae: Apini). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 60:23–38.

Page 5: A good review of studies on the queen honeybee's pheromonal influence on her workers is provided by Winston, M. L., and K. N. Slessor. 1992. The essence of royalty: honey bee queen pheromone. *American Scientist* 80:374–385.

Page 6: The analogy between the bees in a hive and the cells in a body—in both cases, a constellation of units at one level of biological organization cooperate closely to build a higher-level entity—is discussed in detail in Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 2009. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies.* Norton, New York.

Pages 7–8: The study of the neurobiology of primate decision making has made its most striking progress in understanding how simple perceptual decisions are made, that is, how an individual's nervous system transforms sensory information into a perception and then

into an appropriate behavioral response. Two recent reviews of this field of study are Gold, J. I., and M. N. Shadlen. 2007. The neural basis of decision making. *Annual Review of Neuroscience* 30:535–574; and Heekeren, H. R., S. Marrett, and L. G. Ungerleider. 2008. The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nature Reviews Neuroscience* 9:467–479.

Page 8: Quote of Henry David Thoreau, from Thoreau, H. D. 1838. Journal entry, March 14.

Page 8: Quote of Friedrich Nietzsche, from Nietzsche, F. 1966. *Beyond Good and Evil*. Random House, New York. Kaufmann, W., trans. 1886. *Jenseits von Gut und Böse*. P. 90. Naumann, Leipzig.

Pages 9–11: A clear description of how Karl von Frisch gradually decoded the waggle dance is found in chapter 3 of von Frisch, K. 1971. *Bees: Their Vision, Chemical Senses, and Language*. Cornell University Press, Ithaca, NY. The definitive report of von Frisch's experimental analysis of this communication system is von Frisch, K. 1993. *The Dance Language and Orientation of Bees*. Harvard University Press, Cambridge, MA. A recent confirmation of his conclusion that bees share information about rich food sources by means of waggle dances is Riley, J. R., U. Greggers, A. D. Smith, D. R. Reynolds, and R. Menzel. 2005. The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature* 435:205–207.

Page 9: Quote of Karl von Frisch, from von Frisch, K. 1954. *The Dancing Bees: An Account of the Life and Senses of the Honey Bee.* Methuen, London. Pp. 101, 103.

Page 12: For detailed biographical information on Martin Lindauer, see Seeley, T. D., S. Kühnholz, and R. H. Seeley. 2002. An early chapter in behavioral physiology and sociobiology: the science of Martin Lindauer. *Journal of Comparative Physiology A* 188:439–453.

Page 13: Quote of Martin Lindauer regarding world of humanity, from Seeley, T. D., S. Kühnholz, and R. H. Seeley. 2002. An early chapter in behavioral physiology and sociobiology: the science of Martin Lindauer. *Journal of Comparative Physiology A* 188:439–453. P. 442.

Page 13: Quote of Martin Lindauer regarding beautiful experience, from Seeley, T. D, S. Kühnholz, and R. H. Seeley. 2002. An early chapter in behavioral physiology and sociobiology: the science of Martin Lindauer. *Journal of Comparative Physiology A* 188:439–453. P. 447.

Page 14: Quote of Martin Lindauer regarding dirty dancers, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 266. Translated by T. D. Seeley.

Pages 14–16: Lindauer's discovery that bees can use waggle dances to announce nest sites as well as food sources was first reported in Lindauer, M. 1951. Bienentänze in der Schwarmtraube. *Die Naturwissenschaften* 38:509–513.

Page 17: Roger A. Morse served as professor of apiculture at Cornell University for 40 years, from 1957 to 1997. He supervised the studies of over 30 graduate and postdoctoral

students and wrote many leading books on beekeeping, including *The Complete Guide to Beekeeping* (1972, Dutton, New York) and *Bees and Beekeeping* (1975, Cornell University Press, Ithaca, NY).

Page 17: See Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Page 18: See Lindauer, M. 1961. *Communication among Social Bees*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Page 18: Lindauer's magnum opus on house hunting by honeybees is Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. An English translation, titled House-hunting by honey bee swarms, exists as a supplement to Visscher, P. K. 2007. Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annual Review of Entomology* 52:255–275. It is available online at http://arjournals.annualreviews.org/toc/ento/52/1.

第二章 蜜蜂群落中的生活

Page 20: Quote of Charles Butler, from Butler, C. 1609. *The Feminine Monarchie: Or, A Treatise concerning Bees and the Divine Ordering of Them*. Preface, p. 4. Joseph Barnes, Oxford.

Page 20: The most comprehensive "Who's Who" of bees is Michener, C. D. 2000. *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. For a detailed and beautifully illustrated review of the evolutionary history of bees, see chapter 11, Hymenoptera: ants, bees, and other wasps, in Grimaldi, D., and M. S. Engel. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge. The recent discovery of the oldest known fossil bee is reported in Poinar, G. O., Jr., and B. N. Danforth. 2006. A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. *Science* 314:614.

Page 21: The complex mutualism between flowering plants and bees is reviewed in Proctor, M., P. Yeo, and A. Lack. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland, OR. See also Barth, F. G. 1985. *Insects and Flowers: The Biology of a Partnership*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Page 21: The biology of solitary bees is reviewed in comparison to the biology of social bees in Michener, C. D. 1974. *The Social Behavior of the Bees*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Page 21: An observation hive for honeybees is one in which a colony of bees lives between two panes of glass. The hive is built like a sandwich, with the glass for bread and the bees' double-sided comb as filling in the middle. There is a space beneath the glass on each side of the comb so that a single layer of bees can walk around on the comb. Thus all of the hive's inhabitants are always exposed, and a person can peer easily into their normally private world.

Pages 21–25: The anatomy and reproductive biology of workers, queens, and drones are described in detail in Winston, M. L. 1987. *The Biology of the Honey Bee*. Harvard University Press, Cambridge, MA. For an utterly gorgeous description of bee anatomy—with magnificent photographs, micrographs, drawings, and paintings—see Goodman, L. 2003. *Form and Function in the Honey Bee*. International Bee Research Association, Cardiff.

Page 25: The concept of a honeybee colony as a superorganism is developed in Seeley, T. D. 1989. The honey bee colony as a superorganism. *American Scientist* 77:546–553. For a detailed review of the biology of honeybees, with emphasis on how a colony functions as a unified whole, see Moritz, R.F.A., and E. E. Southwick. 1992. *Bees as Superorganisms: An Evolutionary Reality*. Springer-Verlag, Berlin. For a beautiful overview of insect (ant, termite, bee, and wasp) superorganisms, see Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 2009. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies.* Norton, New York.

Pages 25–27: For more detailed information on the topics of colony physiology mentioned here, see the following references. Thermoregulation: chapter 16, Social thermoregulation, in Heinrich, B. 1993. *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation.* Harvard University Press, Cambridge, MA. Carbon dioxide regulation: Seeley, T. D. 1974. Atmospheric carbon dioxide regulation in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Journal of Insect Physiology* 20:2301–2305. Circulation of food: Basile, R., C.W.W. Pirk, and J. Tautz. 2008. Trophallactic activities in the honeybee brood nest—heaters get supplied with high performance fuel. *Zoology* 111:433–441. Fever response: Starks, P. T., C. A. Blackie, and T. D. Seeley. 2000. Fever in honey bee colonies. *Naturwissenschaften* 87:229–231.

Pages 27–33: The annual cycle of honeybee colonies is discussed more thoroughly in chapter 4, The annual cycle of colonies, in Seeley, T. D. 1985. *Honeybee Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ. See also Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 1985. Survival of honeybees in cold climates: the critical timing of colony growth and reproduction. *Ecological Entomology* 10:81–88.

Pages 33–34: The complexities of reproduction by honeybee colonies are described in greater detail in chapter 5, Reproduction, in Seeley, T. D. 1985. *Honeybee Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, and in chapter 12, Drones, queens, and mating, in Winston, M. L. 1987. *The Biology of the Honey Bee.* Harvard University Press, Cambridge, MA.

Page 35: The three-year study of the survival, lifespan, reproductive rate, and other demographic characteristics of feral honeybee colonies, is reported in Seeley, T. D. 1978. Life history strategy of the honey bee, *Apis mellifera*. *Oecologia* 32:109–118. An experimental test of the importance of swarming early in the summer is reported in Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 1985. Survival of honeybees in cold climates: the critical timing of colony growth and reproduction. *Ecological Entomology* 10:81–88.

Pages 35–42: For a detailed review of the process of honeybee swarming, see chapter 11,

Reproduction: swarming and supersedure, in Winston, M. L. 1987. *The Biology of the Honey Bee*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Page 37: For more information about the curious shaking of the mother queen before her departure in a swarm, and her remarkably effective slimming regime, see Allen, M. D. 1959. The occurrence and possible significance of the "shaking" of honeybee queens by the workers. *Animal Behaviour* 7:66–69; and Pierce, A. L., L. A. Lewis, and S. S. Schneider. 2007. The use of the vibrational signal and worker piping to influence queen behavior during swarming in honey bees, *Apis mellifera*. *Ethology* 113:267–275. Note: the shaking signal is sometimes called the vibration signal or, more awkwardly, the "DVAV," which stands for dorso-ventral abdominal vibration.

Pages 37–38: The first study that documented how worker bees become engorged with honey in preparation for swarming is Combs, G. F., Jr. 1972. The engorgement of swarming worker honeybees. *Journal of Apicultural Research* 11:121–128. More detailed reports on this phenomenon are provided by Otis, G. W., M. L. Winston, and O. R. Taylor, Jr. 1981. Engorgement and dispersal of Africanized honeybee swarms. *Journal of Apicultural Research* 20:3–12; and by Leta, M. A., C. Gilbert, and R. A. Morse. 1996. Levels of hemolymph sugars and body glycogen of honeybees (*Apis mellifera* L.) from colonies preparing to swarm. *Journal of Insect Physiology* 42:239–245. The structure of the wax glands and the physiology of beeswax production are reviewed in chapter 8, Glands: chemical communication and wax production, in Goodman, L. 2003. *Form and Function in the Honey Bee*. International Bee Research Association, Cardiff, and in Hepburn, H. R. 1986. *Honeybees and Wax*. Springer-Verlag, Heidelberg.

Page 38: "The calm before the swarm" is a quote of the worker bee Nyuki, from Hosler, J. 2000. *Clan Apis*. Active Synapse, Columbus, OH. P. 40.

Pages 38–39: For detailed reports on how the scout bees trigger the explosive departure of a swarm from its nest, see Rangel, J., and T. D. Seeley. 2008. The signals initiating the mass exodus of a honeybee swarm from its nest. *Animal Behaviour* 76:1943–1952; Rangel, J., S. R. Griffin, and T. D. Seeley, 2010. An oligarchy of nest-site scouts triggers a honeybee swarm's departure from the hive. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, in press. The two signals used by the scout bees—worker piping and buzz running—are described in two papers: Seeley, T. D., and J. Tautz. 2001. Worker piping in honey bee swarms and its role in preparing for liftoff. *Journal of Comparative Physiology A* 187:667–676; and Rittschof, C. C., and T. D. Seeley. 2007. The buzz-run: how honeybees signal "Time to go!" *Animal Behaviour* 75:189–197.

Page 40: The scent organ of worker honeybees, and the chemistry of its attraction pheromones, are reviewed in chapter 13, Attraction: Nasonov pheromone, in Free, J. B. 1987. *Pheromones of Social Bees*. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Pages 40–42: For a detailed account of what happens to the virgin queens in a swarming colony after the primary swarm departs, see Gilley, D. C., and D. R. Tarpy. 2005. Three

mechanisms of queen elimination in swarming honey bee colonies. *Apidologie* 36:461–474. For a thorough description of the behaviors of queens and workers when the virgin queens are having their fights to the death, see Gilley, D. C. 2001. The behavior of honey bees (*Apis mellifera ligustica*) during queen duels. *Ethology* 107:601–622. An analysis of the adaptive design of the fighting behavior of virgin queens is provided in Visscher, P. K. 1993. A theoretical analysis of individual interests and intracolony conflict during swarming of honey bee colonies. *Journal of Theoretical Biology* 165:191–212.

Page 41: The toots and quacks of queen honeybees are described precisely, based on laser vibrometer recordings, in Michelsen, A., W. H. Kirchner, B. B. Andersen, and M. Lindauer. 1986. The tooting and quacking vibration signals of honeybee queens: a quantitative analysis. *Journal of Comparative Physiology A* 158:605–611. For a general review of the diverse acoustical signals, both sounds and vibrations, that honeybees use in communicating in the darkness inside a hive, see Kirchner, W. H. 1993. Acoustical communication in honeybees. *Apidologie* 24:297–307.

第三章 蜜蜂的梦想家园

Page 43: Quote of Robert Frost, from "A Drumlin Woodchuck," in Latham, E. C., ed. 1969. *The Poetry of Robert Frost*. Henry Holt, New York.

Pages 43–44: The history of mankind's association with bees, as evidenced by material objects (cave paintings, illuminated manuscripts, hives and their shelters, and beekeeping tools), is explored in Crane, E. 1983. *The Archaeology of Beekeeping*. Duckworth, London.

Page 45: The first experimental studies of the nest-site preferences of honeybees are reported in Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. An English translation, titled House-hunting by honey bee swarms, exists as a supplement to Visscher, P. K. 2007. Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annual Review of Entomology* 52:255–275. It is available online at http://arjournals.annualreviews.org/toc/ento/52/1.

Page 45: Quote of Martin Lindauer about asking the bees themselves, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 290. Translated by P. K. Visscher.

Page 47: Quote about the von Frisch–Lindauer approach to animal behavior research from Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1994. *Journey to the Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA. P. 19.

Pages 49–51: For a detailed report on the nests of honeybees living in trees, see Seeley, T. D., and R. A. Morse. 1976. The nest of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Insectes Sociaux* 23:495–512.

Page 51: Forest beekeeping in medieval Russia, Poland, Germany, and England is re-

viewed in chapter 5, Forest "beekeeping" and the precursor of upright hives, in Crane, E. 1983. *The Archaeology of Beekeeping*. Duckworth, London. See also Galton, D. 1971. *Survey of a Thousand Years of Beekeeping in Russia*. Bee Research Association, London.

Page 52: The craft of lining bees is best described in Edgell, G. H. 1949. *The Bee Hunter*. Harvard University Press, Cambridge, MA. Edgell, who was director of the Museum of Fine Arts in Boston, had hunted bee trees in New Hampshire since his boyhood and once said that his book on bee hunting brought him greater fame than his professional publications on fine arts. I have used his no-nonsense methods for hunting wild colonies of bees in several ecological studies. See Visscher, P. K., and T. D. Seeley. 1982. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* 63:1790–1801; Seeley, T. D. 2007. Honey bees of the Arnot Forest: a population of feral colonies persisting with *Varroa destructor* in the northeastern United States. *Apidologie* 38:19–29; and Seeley, T. D. 2008. The bees of the Arnot Forest. *Bee Culture* 136 (March):23–25.

Page 53: The use of bait hives in African beekeeping is described in Smith, F. G. 1960. *Beekeeping in the Tropics*. Longmans, London; and Guy, R. D. 1972. Commercial beekeeping with African bees. *Bee World* 53:14–22.

Pages 54–58: Full reports of my studies of the bees' nest-site preferences are found in Seeley, T. D. 1977. Measurement of nest cavity volume by the honey bee (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:201–227; Seeley, T. D., and R. A. Morse. 1978. Nest site selection by the honey bee *Apis mellifera*. *Insectes Sociaux* 25:323–337; and Visscher, P. K., R. A. Morse, and T. D. Seeley. 1985. Honey bees choosing a home prefer previously occupied cavities. *Insectes Sociaux* 32:217–220. Other papers on the same topic include Jaycox, E. R., and S. G. Parise. 1980. Homesite selection by Italian honey bee swarms, *Apis mellifera ligustica* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 53:171–178; Jaycox, E. R., and S. G. Parise. 1981. Homesite selection by swarms of black-bodied honey bees, *Apis mellifera caucasica* and *A. m. carnica* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54:697–703; and Rinderer, T. E., K. W. Tucker, and A. M. Collins. 1982. Nest cavity selection by swarms of European and Africanized honeybees. *Journal of Apicultural Research* 21:98–103.

Page 55: The effects of entrance direction on the overwintering success of colonies is reported in Szabo, T. I. 1983. Effects of various entrances and hive direction on outdoor wintering of honey bee colonies. *American Bee Journal* 123:47–49.

Page 56: The study of the size distribution of natural tree cavities in a Vermont forest is reported in Seeley, T. D. 1977. Measurement of nest cavity volume by the honey bee (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:201–227.

Page 57: The economics of comb construction are reviewed in chapter 6, Nest building, in Seeley, T. D. 1985. *Honeybee Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Page 57: The extensive use of tree resins ("propolis") by honeybees to seal their nesting cavities is described in Seeley, T. D., and R. A. Morse. 1976. The nest of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Insectes Sociaux* 23:495–512. How the bees handle resins within the nest and how a colony controls its resin collection is reported in Nakamura, J., and T. D. Seeley. 2006. The functional organization of resin work in honeybee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:339–349.

Pages 58–59: The study of the Asian honeybees in Thailand is reported in Seeley, T. D., R. H. Seeley, and P. Akratanakul. 1982. Colony defense strategies of the honeybees in Thailand. *Ecological Monographs* 52:43–63.

Page 59: For detailed information on the Yellow Rain story, see Seeley, T. D., J. Nowicke, M. Meselson, J. Guillemin, and P. Akratanakul. 1985. Yellow rain. *Scientific American* 253 (September):128–137.

Page 59: KGB is the Russian acronym for the Committee of State Security (i.e., the national security agency) of the USSR. From 1954 to 1991, it was the communist state's premier secret police and intelligence organization.

Page 60: For information on bait hives, see Morse, R. A. and T. D. Seeley. 1978. Bait hives. *Gleanings in Bee Culture* 106 (May):218–220, 242; Morse, R. A., and T. D. Seeley. 1979. New observations on bait hives. *Gleanings in Bee Culture* 107 (June):310–311, 327; Seeley, T. D., and R. A. Morse. 1982. Bait hives for honey bees. *Cornell Cooperative Extension Information Bulletin* No. 107; Witherell, P. C. 1985. A review of the scientific literature relating to honey bee bait hives and swarm attractants. *American Bee Journal* 125:823–829; Ratnieks, F.L.W. 1988. Improved bait hives. *American Bee Journal* 128:125–127; and Schmidt, J. O., S. C. Thoenes, and R. Hurley. 1989. Swarm traps. *American Bee Journal* 129:468–471.

Page 60: For information on attracting swarms to bait hives using attraction pheromones, see Free, J. B., J. A. Pickett, A. W. Ferguson, and M. C. Smith. 1981. Synthetic pheromones to attract honeybee (*Apis mellifera*) swarms. *Journal of Agricultural Science* 97:427–431; Schmidt, J. O., K. N. Slessor, and M. L. Winston. 1993. Roles of Nasonov and queen pheromones in attraction of honeybee swarms. *Naturwissenschaften* 80:573–575; Winston, M. L., K. N. Slessor, W. L. Rubink, and J. D. Villa. 1993. Enhancing pheromone lures to attract honey bee swarms. *American Bee Journal* 133:58–60; and Schmidt, J. O. 1994. Attraction of reproductive honey bee swarms to artificial nests by Nasonov pheromone. *Journal of Chemical Ecology* 20:1053–1056.

Page 63: The character of the Isles of Shoals (Gulf of Maine) and the construction of the Shoals Marine Laboratory on Appledore Island in the 1960s and 1970s are described in Kingsbury, J. M. 1991. *Here's How We'll Do It*. Bullbrier Press, Ithaca, NY.

Pages 67–71: For a detailed report on the nest-site inspection behavior of scout bees and on the experimental analysis of how a small bee measures the volume of a large space, see

Seeley, T. D. 1977. Measurement of nest cavity volume by the honey bee (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:201–227.

Pages 71–72: The nifty algorithm, suggested by Nigel Franks and Anna Dornhaus, by which bees might measure the volumes of potential nesting cavities is described in Franks, N. R., and A. Dornhaus. 2003. How might individual honeybees measure massive volumes? *Proceedings of the Royal Society of London B* (*Supplement*) 270, S181–S182.

第四章 侦察蜂的讨论

Page 73: Quote of Jimmy Carter, from Carter, J. E. 1978. *Address to the Parliament of India*, June 2, 1978.

Pages 73–74: The New England town meeting is a fascinating form of small town democratic government. How it works is described in Mansbridge, J. J. 1983. *Beyond Adversary Democracy*. University of Chicago Press, Chicago; and Bryan, F. M. 2004. *Real Democracy.* University of Chicago Press, Chicago.

Pages 75–84: The full report of Lindauer's observations of dancing bees on swarm clusters is found in pages 265–282 in his magnum opus: Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. An English translation, titled House-hunting by honey bee swarms, exists as a supplement to Visscher, P. K. 2007. Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annual Review of Entomology* 52:255–275. It is available online at http://arjournals.annualreviews.org/toc/ento/52/1.

Page 75: The phrase "watching and wondering" comes from the title of an autobiography written by Niko Tinbergen. See Tinbergen, N. 1985. Watching and wondering, in Dewsbury, D. A., ed. *Studying Animal Behavior: Autobiographies of the Founders*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 431–463. Tinbergen strongly advocated starting a study of animal behavior by conducting a descriptive reconnaissance of the behavior to get a broad view of the phenomenon.

Page 76: The clever system devised by Karl von Frisch for making hundreds of bees individually identifiable using paint dots of just five colors is described in von Frisch, K. 1993. *The Dance Language and Orientation of Bees*. Harvard University Press, Cambridge, MA. Pp. 14–17.

Page 81: Quote of Martin Lindauer regarding a tug-of-war between two groups of dancers, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 276. Translated by P. K. Visscher.

Page 82: Lindauer describes two instances of a flying swarm making an emergency stopover while en route to its new home. See Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. Pp. 319–320.

Page 82: Quote of Martin Lindauer regarding a swarm dividing itself, from Lindauer, M. 1961. *Communication among Social Bees.* Harvard University Press, Cambridge, MA. P. 45.

Page 85: Quote of Martin Lindauer regarding scouts affiliated with losing sites giving up

recruitment, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 275. Translated by P. K. Visscher.

Page 86: For a good discussion of the distinction between the two categories of group choice—consensus vs. combined—see Conradt, L., and T. J. Roper. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 20:449–456; and Conradt, L., and C. List. 2009. Introduction. Group decisions in humans and animals: a survey. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:719–742.

Page 86: The full reference to the book mentioned here is Seeley, T. D. 1995. *The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Pages 86–92: For the full report of the eavesdropping by Susannah Buhrman and me on the scout bees' debates on three swarms, see Seeley, T. D., and S. C. Buhrman. 1999. Group decision making in swarms of honey bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45:19–31.

Pages 93–94: Lindauer's studies of which bees take up the profession of nest-site scout and when they do so are reported in Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. Pp. 296–307.

Page 94: Quote of Martin Lindauer regarding irresolute foragers, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 306. Translated by P. K. Visscher.

Pages 95–96: For a detailed report on Dave Gilley's study of the striking age distribution of the nest-site scouts, see Gilley, D. C. 1998. The identity of nest-site scouts in honey bee swarms. *Apidologie* 29:229–240.

Page 96: For up-to-date discussions of how nature and nurture interact in shaping the complex social behavior of honeybees, see Robinson, G. E. 2004. Beyond nature and nurture. *Science* 304:397–399; and Robinson, G. E. 2006. Genes and social behaviour, in Lucas, J. R., and L. W. Simmons, eds. *Essays in Animal Behaviour: Celebrating 50 Years of Animal Behaviour*. Elsevier, London. Pp. 101–113.

Pages 96–97: For the full report of Gene Robinson's and Robert Page's test for a genetic influence on a bee's likelihood of becoming a nest-site scout, see Robinson, G. E., and R. E. Page, Jr. 1989. Genetic determination of nectar foraging, pollen foraging, and nest-site scouting in honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24:317–323.

Page 97: For a more detailed protocol for preparing artificial swarms, see the methods section in Seeley, T. D. 2003. Consensus building during nest-site selection in honey bee swarms: the expiration of dissent. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53:417–424.

Page 98: Lindauer's observations on what foragers were experiencing when they started scouting are reported in Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. Pp. 304–306.

Page 98: For detailed reports on how nectar foragers lose their enthusiasm for danc-

ing and foraging when they have difficulty finding hive bees to take their nectar loads, see Seeley, T. D. 1989. Social foraging in honey bees: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24:181–199; and Seeley, T. D., and C. A. Tovey. 1994. Why search time to find a food-storer bee accurately indicates the relative rates of nectar collecting and nectar processing in honey bee colonies. *Animal Behaviour* 47:311–316.

第五章 达成共识

Page 99: Quote of John Milton, from Milton, J. 1671. *Samson Agonistes*. Line 1008.

Page 100: The economist Herbert A. Simon proposed the concept of bounded rationality in the mid 1950s in Simon, H. A. 1956. Rational choice and structure of environments. *Psychological Review* 63:129–138; and in Simon, H. A. *Models of Man*. Wiley, New York. For a recent book on the topic that includes several chapters on decision-making heuristics, see Gigerenzer, G., and R. Selten. 2001. *Bounded Rationality: The Adaptive Toolbox*. MIT Press, Cambridge, MA.

Page 100: A good discussion of one-reason decision making is provided by Gigerenzer, G., and D. G. Goldstein. 1999. Betting on one good reason: take the best and its relatives, in Gigerenzer, G., P. M. Todd, and The ABC Research Group, eds. *Simple Heuristics That Make Us Smart*. Oxford University Press, New York. Pp. 75–95.

Page 102: I believe that Susannah Buhrman and I observed a case of a first-rate site getting entered so late in a scout bees' debate that the swarm rejected this excellent site in favor of a poorer one. This occurred when we watched the debate depicted in figure 4.6. Well into this debate, at 2:49 p.m. on June 20, the scout bee Green-White 39 landed on the swarm and in great excitement performed a lively and lengthy dance (166 dance circuits) for site L, just 200 meters (650 feet) to the southwest. She had discovered in a large white pine tree the empty nest of a wild colony that had died out over the preceding winter . . . a superb home! At 3:50 she again landed on the swarm and excitedly performed a second long-lasting dance (95 dance circuits). Meanwhile, however, dozens of other scouts were dancing rather faintheartedly for site I, 4,200 meters (13,800 feet, or 2.6 miles) to the south. Their dances contained on average only 6 dance circuits, indicating that site I was much less desirable than site L. Nevertheless, the swarm chose site I rather than site L, evidently because the excellent news brought back by Green-White 39 was too little and too late to redirect the swarm's debate in favor of her superior alternative.

Page 102: The "secrets about the beautiful inner workings of a honeybee colony" that were uncovered at the Cranberry Lake Biological Station are described in Seeley, T. D. 1995. *The Wisdom of the Hive*. Harvard University Press, Cambridge, MA. This is a book worth reading!

Page 103–110: For the full report on the experiments that were conducted to determine how to create a mediocre, but acceptable, artificial nest site, see Seeley, T. D., and S. C. Buhrman. 2001. Nest-site selection in honey bees: how well do swarms implement the "Best-of-N" decision rule? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:416–427.

Page 107: The specific procedure that we used for counting the number of scouts at a nest box was as follows. The person making the count sat 3 meters (about 10 feet) in front of the box and over a three-minute period made five counts of the maximum number of bees seen simultaneously at the box (either flying around it or crawling upon it) during a 30-second period. We used the average of these five counts as our measure of the scout bees' interest in the box at that time.

Page 111: The evidence that the strength of a honeybee's waggle dance provides an accurate readout of her evaluation of the desirability of a food source comes from several studies, including Waddington, K. D. 1982. Honey bee foraging profitability and round dance correlates. *Journal of Comparative Physiology* 148:297–301; Seeley, T. D. 1994. Honey bee foragers as sensory units of their colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34:51–62; and Seeley, T. D., A. S. Mikheyev, and G. J. Pagano. 2000. Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *Journal of Comparative Physiology A* 186:813–819.

Pages 111–115: For the detailed description of the best-of-5 choice test, see Seeley, T. D., and S. C. Buhrman. 2001. Nest-site selection in honey bees: how well do swarms implement the "Best-of-N" decision rule? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:416–427.

Page 116–117: My study of honeybee colony survival as a function of nest cavity volume, which tests whether the bees' nest-site preferences are beneficial to them, is not yet published. Some other studies that have likewise examined whether the nest-site preferences of animals enhance their reproductive success include Courtenay, S. C., and M.H.A. Keenleyside. 1983. Nest site selection by the fourspine stickleback, *Apeltes quadracus* (Mitchell). *Canadian Journal of Zoology* 61:1443–1447; Morse, D. H. 1985. Nests and nest-site selection of the crab spider *Misumena vatia* (Araneae, Thomisidae) on milkweed. *Journal of Arachnology* 13:383–390; Regehr, H. M., M. S. Rodway, and W. A. Montevecchi. 1998. Antipredator benefits of nest-site selection in black-legged kittiwakes. *Canadian Journal of Zoology* 76:910–913; and Wilson, D. S. 1998. Nest-site selection: microhabitat variation and its effects on the survival of turtle embryos. *Ecology* 79:1884–1892.

第六章 建立共识

Page 118: Quote from Society of Friends. 1934. *Book of Discipline*. Part I. Friends' Book Centre, London.

Page 118–119: The recognition that democracy can come in two different forms—

adversary and unitary—and that the mechanisms of decision making differ markedly between them, was first made in Mansbridge, J. J. 1983. *Beyond Adversary Democracy.* University of Chicago Press, Chicago. Mansbridge points out that the unitary process of decision making, unlike the adversary one, consists not in counting votes made by secret ballot to identify the majority opinion, but in an open and direct discussion to build a consensus. Clearly, the honeybee's house-hunting process is an example of unitary democracy.

Pages 120–121: The analogy between the decision-making process of honeybee swarms and the democratic election process of our own societies was originally drawn in Britton, N. F., N. R. Franks, S. C. Pratt, and T. D. Seeley. 2002. Deciding on a new home: how do honeybees agree? *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1383–1388. The main aim of this paper was, however, to extend classical mathematical models of the spread of infectious diseases, and of infectious ideas, to elucidate the decision-making process of house-hunting honeybees. This theoretical work shows that there is no need for any bee to make comparisons between sites. Later empirical work (described later in this chapter) showed that indeed scout bees do not make comparisons of sites.

Pages 121–122: Lindauer's observations on how a nest-site scout adjusts the strength of her dance according to the quality of the site she is advertising are reported in Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. Pp. 294–296.

Page 122: Quote of Martin Lindauer regarding lively versus lackluster dances, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 296. Translated by P. K. Visscher.

Page 123: The first quantitative evidence that scouts advertise superior nest sites with longer and livelier dances is reported in Seeley, T. D., and S. C. Buhrman. 2001. Nest-site selection in honey bees: how well do swarms implement the "Best-of-N" decision rule? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:416–427. The parallel finding that nectar foragers advertise richer flower patches by increasing the duration (= dance length) and rate (= dance liveliness) of dance-circuit production is reported in Seeley, T. D., A. S. Mikheyev, and G. J. Pagano. 2000. Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *Journal of Comparative Physiology A* 186:813–819.

Page 123: Quote of Martin Lindauer regarding faint-hearted dance etc., from Lindauer, M. 1961. *Communication among Social Bees.* Harvard University Press, Cambridge, MA. P. 49.

Page 125–126: Kirk Visscher perfected the "abduction by aliens" method of labeling scout bees upon exiting a nest box when he performed some of the studies reported in Visscher, P. K. and S. Camazine. 1999. Collective decisions and cognition in bees. *Nature* 397:400.

Page 126–128: For the full report on how scouts behave differently when reporting on a

high-quality (40-liter) nesting site versus a medium-quality (15-liter) one, see Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 2008. Sensory coding of nest-site value in honeybee swarms. *Journal of Experimental Biology* 211:3691–3697.

Page 129: A more complete analysis of how the problem of noisy individual-level coding of site quality decreases as the number of scouts reporting on a site increases is found in Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 2008. Sensory coding of nest-site value in honeybee swarms. *Journal of Experimental Biology* 211:3691–3697.

Page 129: The handy expression "force of persuasion," which is the product of the number of bees dancing for a site and the average number of dance circuits produced per dancing bee, comes from Britton, N. F., N. R. Franks, S. C. Pratt, and T. D. Seeley. 2002. Deciding on a new home: how do honeybees agree? *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1383–1388. It is analogous to the epidemiological "force of infection" in mathematical models for the spread of infectious diseases.

Page 130: The evidence regarding the nest-site scouts' rule that a "discoverer-should-dance" is reported in Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 2008. Sensory coding of nest-site value in honeybee swarms. *Journal of Experimental Biology* 211:3691–3697.

Page 131: Several studies have carefully examined whether worker honeybees are genetically endowed with innate preferences, especially regarding the stimuli representing flowers. For reviews of classic studies on the innate search images guiding the first foraging flights of bees, see Menzel, R. 1985. Learning in honey bees in an ecological and behavioral context, in Hölldobler, B., and M. Lindauer, eds. *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Pp. 55–74; and Gould, J. L., and W. F. Towne. 1987. Honey bee learning. *Advances in Insect Physiology* 20:55–75. For more recent original studies, see Giurfa, M., J. A. Núñez, L. Chittka, and R. Menzel. 1995. Colour preferences of flower-naive honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 177:247–259; Rodriguez, I., A. Gumbert, N. Hempel de Ibarra, J. Kunze, and M. Giurfa. 2004. Symmetry is in the eye of the "beholder": innate preference for bilateral symmetry in flower-naive bumblebees. *Naturwissenschaften* 91:374–377.

Pages 134–135: For the full report of the study that found that neutral scouts evidently follow dances at random as they get converted into supporters, see Visscher, P. K., and S. Camazine. 1999. Collective decisions and cognition in bees. *Nature* 397:400. See also Camazine, S., P. K. Visscher, J. Finley, and R. S. Vetter. 1999. House-hunting by honey bee swarms: collective decision and individual behaviors. *Insectes Sociaux* 46:348–360.

Page 135: Mary R. Myerscough, a mathematical biologist at the University of Sydney, Australia, has created a Leslie matrix model of the population dynamics of scout bees performing dances for different nest sites. She has proven, quite elegantly, that given enough time, the dancing scouts in a swarm will almost always become focused on the one best site

that has been found. See Myerscough, M. R. 2003. Dancing for a decision: a matrix model for nest-site choice by honey bees. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:577–582.

Page 136: Quote of Martin Lindauer regarding how scout bees lose interest in a lesser nest site, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 296. Translated by P. K. Visscher. Lindauer repeated in later reports his view that scouts cease advertising poorer sites after being recruited to a new and superior site and comparing the new and old sites. For example, in 1957 he wrote, "When, furthermore, those scout bees which at first had announced the inferior nesting places are won over by the more lively dances of their competitors and as a result themselves inspect this home—so that they can compare the two—then they naturally choose the better one. Hence nothing more stands in the way of an agreement." See Lindauer, M. 1957. Communication in swarm-bees searching for a new home. *Nature* 179:63–66. P. 64.

Page 136: Quote of Martin Lindauer regarding nest-site scouts not being stubborn, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 312. Translated by P. K. Visscher. Quote of Martin Lindauer about scouts letting their minds be changed, from Lindauer, M. 1961. *Communication among Social Bees.* Harvard University Press, Cambridge, MA. P. 49.

Page 137: Quote of Martin Lindauer regarding scout bees that ceased to dance for one site before they had inspected another housing possibility, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 296. Translated by P. K. Visscher.

Page 137: For a detailed discussion of the power of figuring things out by testing the predictions of competing hypotheses, see Platt, J. R. 1964. Strong inference. *Science* 146:347–353.

Pages 137–144: For the detailed report of the test between the compare-and-convert vs. the retire-and-rest hypotheses, see Seeley, T. D. 2003. Consensus building during nest-site selection in honey bee swarms: the expiration of dissent. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53:417–424.

Page 145: Quote of Max Planck on the importance of turnover of scientists for the development of science, from Planck, M. 1950. *Scientific Autobiography and Other Papers*. Translated by F. Gaynor. Williams and Norgate, London. P. 33.

Page 145: For a thorough discussion of how new theories get accepted within a scientific community (i.e., how scientists make group decisions about new ideas), see Hull, D. L. 1988. *Science as a Process*. University of Chicago Press, Chicago.

第七章 开始迁往新家的行动

Page 146: Quote of Charles Butler, from Butler, C. 1609. *The Feminine Monarchie: Or, A Treatise concerning Bees and the Divine Ordering of Them.* Chapter 5, p. 14. Joseph Barnes, Oxford.

Pages 148–151: For the detailed report on Bernd Heinrich's study of temperature regulation in honeybee swarms, see Heinrich, B. 1981. The mechanisms and energetics of honeybee swarm temperature regulation. *Journal of Experimental Biology* 91:25–55. He has also written a broad review of thermoregulation in insects in general. See Heinrich, B. 1993. *The Hot-Blooded Insects*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Page 150: For a detailed look at how the mantle (outermost) workers in a bivouacked swarm of honeybees adjust their body orientation, wing spread, and interindividual spacing to reduce convective heat loss from the swarm cluster, see Cully, S. M., and T. D. Seeley. 2004. Self-assemblage formation in a social insect: the protective curtain of a honey bee swarm. *Insectes Sociaux* 51:317–324.

Pages 152–154: For the detailed report on the thermographic study of swarms warming up in preparation for flight, see Seeley, T. D., M. Kleinhenz, B. Bujok, and J. Tautz. 2003. Thorough warm-up before take-off in honey bee swarms. *Naturwissenschaften* 90:256–260.

Page 155: Quote of Martin Lindauer regarding which bees in a swarm produce the high-pitched piping sounds, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 317. Translated by P. K. Visscher.

Pages 156–162: For the detailed report of the study of scout bees producing the piping signal, see Seeley, T. D., and J. Tautz. 2001. Worker piping in honey bee swarms and its role in preparing for liftoff. *Journal of Comparative Physiology A* 187:667–676.

Page 160: For more information on the role of the shaking or vibration signal in honeybee swarms, see Schneider, S. S., P. K. Visscher, and S. Camazine. 1998. Vibration signal behavior of waggle-dancers in swarms of the honey bee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Ethology* 104:963–972; Lewis, L. A., and S. S. Schneider. 2000. The modulation of worker behavior by the vibration signal during house hunting in swarms of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:154–164; Donahoe, K., L. A. Lewis, and S. S. Schneider. 2003. The role of the vibration signal in the house-hunting process of honey bee (*Apis mellifera*) swarms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:593–600; and Pierce, A. L., L. A. Lewis, and S. S. Schneider. 2007. The use of the vibration signal and worker piping to influence queen behavior during swarming in honey bees, *Apis mellifera*. *Ethology* 113:267–275.

Pages 163–165: For the detailed report on the form and function of the buzz-run, see Rittschof, C. C., and T. D. Seeley. 2008. The buzz-run: how honeybees signal "Time to go!" *Animal Behaviour* 75:189–197.

Page 165: The classic paper on the origins and evolution of communication signals, through the process of ritualization, is Tinbergen, N. 1952. "Derived" activities: their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. *Quarterly Review of Biology* 27:1–32. An up-to-date treatment of signal evolution is Bradbury, J. W., and S. L. Vehrencamp. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer, Sunderland, MA.

Pages 166–167: Another possible example of a control system in a large social insect colony that is based on a small subset of individuals collecting information about colony state and then, when the time is right, signaling when to take action has been reported for the display tournaments between competing colonies of the honeypot ant, *Myrmecocystus mimicus*. See Lumsden, C. J., and B. Hölldobler. 1983. Ritualized combat and intercolony communication in ants. *Journal of Theoretical Biology* 100:81–98.

Pages 168–172: For detailed reports on the collaborative studies conducted by Kirk Visscher and me, to test for consensus sensing or quorum sensing, see Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 2003. Choosing a home: how the scouts in a honey bee swarm perceive the completion of their group decision making. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:511–520; and Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 2004. Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:594–601.

Page 171: For the detailed report on which bees produce the piping signal (only scout bees and only ones from the site where a quorum of scouts has formed), see Visscher, P. K., and T. D. Seeley. 2007. Coordinating a group departure: who produces the piping signals on honeybee swarms? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1615–1621.

Pages 173–174: Decision makers often face the problem of finding a suitable compromise between speedy decisions and accurate ones. The trade-off between speed and accuracy arises because if an animal has to make a fast decision then it may be prone to make a poor decision, either because it cannot sample its options sufficiently broadly or because it cannot deliberate on its options sufficiently deeply. For a recent review of this topic, see Chittka, L., P. Skorupski, and N. E. Raine. 2009. Speed-accuracy trade-offs in animal decision making. *Trends in Ecology and Evolution* 24:400–407. For a specific study with humans, see Osman, A., L. G. Lou, H. Muller-Gethman, G. Rinkenauer, S. Mattes, and R. Ulrich. 2000. Mechanisms of speed-accuracy trade-off: evidence from covert motor processes. *Biological Psychology* 51:173–199. For one with bees, see Chittka, L., A. G. Dyer, F. Bock, and A. Dornhaus. 2003. Bees trade-off foraging speed for accuracy. *Nature* 424:388. This trade-off has also been demonstrated in ant colonies. See Franks, N. R., A. Dornhaus, J. P. Fitzsimmons, and M. Stevens. 2003. Speed versus accuracy in collective decision making. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:2457–2463.

Page 174: The Quaker method of making group decisions by consensus is described in Pollard, F. E., B. E. Pollard, and R.S.W. Pollard. 1949. *Democracy and the Quaker Method*. Bannisdale Press, London.

第八章 引导飞行的蜂群

Page 175: Quote of Thomas Smibert, from “The Wild Earth-Bee,” in Smibert, T. 1851. *Io Anche! Poems, Chiefly Lyrical*. James Hogg, Edinburgh.

Page 175: The mechanisms used by honeybees to navigate to distant flowers and then find their way home are reviewed in Collett, T. S., and M. Collett. 2002. Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience* 3:542–552; Dyer, F. C. 1998. Spatial cognition: lessons from central-place foraging insects, in Balda, R. P., I. M. Pepperberg, and A. C. Kamil, eds. *Animal Cognition in Nature*. Academic Press, New York, Pp. 119–154; Menzel, R., and M. Giurfa. 2006. Dimensions of cognition in an insect, the honeybee. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews* 5:24–40; and Wehner, R. 1992. Arthropods, in Papi, F., ed. *Animal Homing*. Chapman and Hall, London. Pp. 45–144.

Pages 176–177: For the detailed report of the study that demonstrated that worker bees in a flying swarm sense the presence of the queen by smelling the 9-ODA that she produces, see Avitabile, A., R. A. Morse, and R. Boch. 1975. Swarming honey bees guided by pheromones. *Annals of the Entomological Society of America* 68:1079–1082.

Pages 177–179: The full description of the flight of the swarm across Appledore Island in 1979 is found in Seeley, T. D., R. A. Morse, and P. K. Visscher. 1979. The natural history of the flight of honey bee swarms. *Psyche* 86:103–113.

Pages 179–182: For the detailed report on the behaviors of the flying swarms that were tracked for 270 meters at the Liddell Field Station, see Beekman, M., R. L. Fathke, and T. D. Seeley. 2006. How does an informed minority of scouts guide a honey bee swarm as it flies to its new home? *Animal Behaviour* 71:161–171. This paper also reports the high flight speeds of other swarms that were tracked as they made flights of 1,000 and 4,000 meters.

Page 182: Honeybee swarms are not unique in being guided toward a target by a small fraction of the group's members who are informed about the target's location. For experimental studies demonstrating this in fish schools and human groups, see Reebs, S. G. 2000. Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour* 59:403–409; Ward, A.J.W., D.J.T. Sumpter, I. D. Couzin, P.J.B. Hart, and J. Krause. 2008. Quorum decision making facilitates information transfer in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 105:6948–6953; and Dyer, J.R.G., C. C. Ioannou, L. J. Morrell, D. P. Croft, I. D. Couzin, D. A. Waters, and J. Krause. 2008. Consensus decision making in human crowds. *Animal Behaviour* 75:461–470.

Pages 182–183: The hypothesis that scouts guide the flight of a swarm with pheromones was proposed in Avitabile, A., R. A. Morse, and R. Boch. 1975. Swarming honey bees guided by pheromones. *Annals of the Entomological Society of America* 68:1079–1082.

Page 183: For the detailed description of the subtle guide hypothesis, and the results of computer simulations of animal groups making moves using this mechanism of guidance, see Couzin, I. D., J. Krause, N. R. Franks, and S. A. Levin. 2007. Effective leadership and decision making in animal groups on the move. *Nature* 433:513–516.

Page 184: Quote of Martin Lindauer regarding guiding bees flying rapidly through a swarm cloud, from Lindauer, M. 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 37:263–324. P. 319. Translated by P. K. Visscher.

Page 184: For the full report of the simulation study of the streaker bee hypothesis, see Janson, S., M. Middendorf, and M. Beekman. 2005. Honeybee swarms: how do scouts guide a swarm of uninformed bees? *Animal Behaviour* 70:349–358.

Pages 184–187: For the full report of the study that tested the hypothesis that scout bees steer a flying swarm using the attraction pheromones produced in their scent organs, see Beekman, M., R. L. Fathke, and T. D. Seeley. 2006. How does an informed minority of scouts guide a honey bee swarm as it flies to its new home? *Animal Behaviour* 71:161–171.

Page 185: For a beautiful description of the anatomy of the scent organ and a review of the chemical composition of the Nasonov gland secretion, see chapter 8, Glands: chemical communication and wax production, in Goodman, L. J. 2003. *Form and Function in the Honey Bee*. International Bee Research Association, Cardiff.

Page 187: For the full report of the check for streaker bees using still photography, see Beekman, M., R. L. Fathke, and T. D. Seeley. 2006. How does an informed minority of scouts guide a honey bee swarm as it flies to its new home? *Animal Behaviour* 71:161–171.

Page 189: Quote of Kevin Passino on cooperative control strategies, from Passino, K. M. 2005. *Biomimicry for Optimization, Control, and Automation*. Springer Verlag, London. P. 80.

Pages 190–193: For the full report of the study in which individual bees in flying swarms were tracked using video analysis, see Schultz, K. M., K. M. Passino, and T. D. Seeley. 2008. The mechanism of flight guidance in honeybee swarms: subtle guides or streaker bees? *Journal of Experimental Biology* 211:3287–3295.

Pages 193–195: For the full report of the experimental test of the streaker bee hypothesis, see Latty, T., M. Duncan, and M. Beekman. 2009. High bee traffic disrupts transfer of directional information in flying honeybee swarms. *Animal Behaviour* 78:117–121.

第九章 作为认知实体的蜂群

Page 198: Quote of William Newsome, from the introduction to his talk delivered at the Systems Biology of Decision Making workshop, Mathematical Biosciences Institute, Ohio State University, June 17, 2008.

Page 199: The view that honeybee and other social insect colonies are elegant information-processing devices, and that there are parallels between decision making in social insect colonies and primate brains, has been developed recently in Passino, K. M., T. D. Seeley, and P. K. Visscher. 2008. Swarm cognition in honey bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:401–414; Couzin, I. D. 2008. Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences* 13:36–42; and Marshall, J.A.R., R. Bogacz, A. Dornhaus, R. Planqué, T. Kovacs, and

N. R. Franks. 2009. On optimal decision making in brains and social insect colonies. *Journal of the Royal Society Interface* 6:1065–1074.

Pages 199–203: For detailed reviews of the neural basis of primate decision making, see Schall, J. D. 2001. Neural basis of deciding, choosing, and acting. *Nature Reviews Neuroscience* 2:33–42; Glimcher, P. W. 2003. The neurobiology of visual-saccadic decision making. *Annual Review of Neuroscience* 26:133–179; Glimcher, P. W. 2003. *Decisions, Uncertainty, and the Brain: The Science of Neuroeconomics.* MIT Press, Cambridge, MA; Gold, J. I., and M. N. Shadlen. 2007. The neural basis of decision making. *Annual Review of Neuroscience* 30:535–574; and Heekeren, H. R., S. Marrett, and L. G. Ungerleider. 2008. The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nature Reviews Neuroscience* 9:467–479.

Pages 203-204: The Sugrue-Corrado-Newsome framework for thinking about the stages of information processing in making decisions is presented in Sugrue, L. P., G. S. Corrado, and W. T. Newsome. 2005. Choosing the greater of two goods: neural currencies for valuation and decision making. *Nature Reviews Neuroscience* 6:363–375.

Page 210: The Usher-McClelland model of decision making in the primate visual cortex is described in Usher, M., and J. L. McClelland. 2001. The time course of perceptual choice: the leaky, competing accumulator model. *Psychological Review* 108:550–592. An earlier connectionist model of decision making, which is likewise based on the idea that information is sequentially sampled and accumulated over time to make a decision, is described in Busemeyer, J. R., and J. T. Townsend. 1993. Decision field theory: a dynamic cognition approach to decision making. *Psychological Review* 100:432–459. For an excellent general review of the decision models that have been developed by mathematical psychologists, see Smith, P. L., and R. Ratcliff. 2004. Psychology and neurobiology of simple decisions. *Trends in Neurosciences* 27:161–168.

Pages 210–213: For the full report of the mathematical modeling of the nest-site selection by honeybee swarms, which includes the analysis of how the dance decay rate and the quorum size have been tuned by natural selection to achieve a good balance between speed and accuracy in a swarm's decision making, see Passino, K. M., and T. D. Seeley. 2006. Modeling and analysis of nest-site selection by honeybee swarms: the speed and accuracy tradeoff. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:427–442.

Page 213: See Hofstadter, D. R. 1979. *Gödel, Escher, Bach: An Eternal Golden Braid*. Basic Books, New York.

Page 215: For overviews of the analysis of collective nest choice by colonies of rock ants, see Mallon, E. B., S. C. Pratt, and N. R. Franks. 2001. Individual and collective decision making during nest site selection by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:352–359; Franks, N. R., S. C. Pratt, E. B. Mallon, N. F. Britton, and D. J. T. Sumpter. 2002. Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-

hunting social insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357:1567–1583; Pratt, S. C., D. J.T. Sumpter, E. B. Mallon, and N. R. Franks. 2005. An agent-based model of collective nest choice by the ant *Temnothorax albipennis*. *Animal Behaviour* 70:1023–1036; and Franks, N. R., F.-X. Dechaume-Moncharmont, E. Hanmore, and J. K. Reynolds. 2009. Speed versus accuracy in decision-making ants: expediting politics and policy implementation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:845–852.

Pages 215–217: For the full analysis of how social insect colonies may be able to achieve statistically optimal collective decision making in a way similar to primate brains via competition between populations of evidence-accumulating subunits (workers or neurons), see Marshall, J.A.R., R. Bogacz, A. Dornhaus, R. Planqué, T. Kovacs, and N. R. Franks. 2009. On optimal decision making in brains and social insect colonies. *Journal of the Royal Society Interface* 6:1065–1074. This paper rests on a foundation of theoretical studies of optimal decision making. See, for example, Bogacz, R., E. Brown, J. Moehlis, P. Holmes, and J. D. Cohen. 2006. The physics of optimal decision making: a formal analysis of models of performance in two-alternative force choice tasks. *Psychological Review* 113:700–765.

第十章 蜂群的智慧

Page 218: Quote of William Shakespeare, from Shakespeare, W. 1599. *Henry V*. Act I, scene 2, lines 190–192.

Page 218: For general discussions of how a group of humans working face to face can be organized so that the many are reliably smarter than the few, see Elster, J. 2000. *Deliberative Democracy*. Cambridge University Press, Cambridge; Surowiecki, J. 2004. *The Wisdom of Crowds*. Doubleday, New York; and Austen-Smith, D., and T. J. Feddersen. 2009. Information aggregation and communication in committees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:763–769.

Page 218: For authoritative reviews on the fossil record of honeybees (genus *Apis*), see Engel, M. S. 1998. Fossil honey bees and evolution in the genus *Apis* (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie* 29:265–281; Engel, M. S. 1999. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae: *Apis*). *Journal of Hymenoptera Research* 8:165–196; Engel, M. S. 2006. A giant honey bee from the middle Miocene of Japan (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 76:71; and Engel, M. S., I. A. Hinojosa-Diaz, and A. Rasnitsyn. 2009. A honey bee from the Miocene of Nevada and the biogeography of *Apis* (Hymenoptera: Apidae: Apini). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 60:23–38.

Page 219: The expression "The Five Habits of Highly Effective Groups" is inspired by the title of Stephen R. Covey's excellent book, *The Seven Habits of Highly Effective People*. 1989. Free Press, New York.

Page 219: The New England town meeting is a law-making legislative assembly in which

every participating citizen (registered voter) is a legislator. It should not be confused with the "town hall meeting" that has become a popular form of public hearing but is not an assembly that has the force of law. For information on how the New England town meeting works, see Gould, J. 1940. *New England Town Meeting: Safeguard of Democracy.* Stephen Daye Press, Brattleboro, VT; Mansbridge, J. J. 1980. *Beyond Adversary Democracy*. University of Chicago Press, Chicago; and Bryan, F. M. 2004. *Real Democracy: The New England Town Meeting and How It Works.* University of Chicago Press, Chicago.

Page 222: The importance of avoiding leadership practices that bias the group's decision making and foster concurrence-seeking is discussed in detail in Janis, I. L. 1982. *Groupthink*. 2nd ed. Houghton Mifflin, Boston.

Page 223: For a description of the leadership style of President George W. Bush (instinctive rather than intellectual) and how he and his foreign policy team decided to invade Iraq without undertaking an open inquiry and critical evaluation of all possible options, see McClellan, S. 2008. *What Happened*. Public Affairs, New York. Pp. 126–129.

Page 223: For the latest version of the rules of parliamentary law first published in 1876 by Major Henry M. Robert, see Robert, H. M., and S. C. Robert. 2000. *Robert's Rules of Order Newly Revised, 10th Edition*. Perseus Publishing, Philadelphia.

Page 224: For a broad review of how a group of individuals can find better solutions to problems than can a brilliant individual working alone, based in large measure on the group's superior ability to explore diverse options, see Page, S. E. 2007. *The Difference.* Princeton University Press, Princeton, NJ.

Page 226: For an overview of human voting systems and a discussion of the merits of various decision procedures, see Black, D. 1986. *The Theory of Committees and Elections*. Kluwer, Dordrecht.

Page 226: For reviews of the literature on democratic decision making in groups of nonhuman animals, see Conradt, L., and T. J. Roper. 2003. Group decision making in animals. *Nature* 421:155–158; Conradt, L., and T. J. Roper. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 20:449–456; Conradt, L. and T. J. Roper. 2007. Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274:2317–2326; Conradt, L., and C. List. 2009. Introduction. Group decisions in humans and animals: a survey. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:719–742.

Pages 226–228: A recent modeling study shows explicitly how the bees' collective decision-making system depends on both interdependence and independence among the scout bees. Without interdependence (by sharing information about sites with dances), there is no cascading of interest on the best site. Without independence (in assessing and then advertising sites), there is a cascading of interest but not necessarily on the best site. For details, see List, C., C. Elsholtz, and T. D. Seeley. 2009. Independence and interdependence in collective

decision making: an agent-based model of nest-site choice by honeybee swarms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:755–762.

Page 228: For more examples of the danger of information cascades, when decision makers blindly copy the decisions others, see Shiller, R. J. 2000. *Irrational Exuberance*. Princeton University Press, Princeton, NJ; and Thaler, R. H., and C. R. Sunstein. 2008. *Nudge*. Yale University Press, New Haven, CT. Two important articles on the topic are Bikhchandani, S., D. Hirshleifer, and I. Welch. 1992. A theory of fads, fashions, custom, and cultural change as informational cascades. *Journal of Political Economy* 100:992–1026; and Bikhchandani, S., D. Hirshleifer, and I. Welch. 1998. Learning from the behavior of others: conformity, fads, and informational cascades. *Journal of Economic Perspectives* 12:151–170.

Pages 230–231: For a general discussion of the utility of quorum responses in building consensus decisions (i.e., when group members come to agree on the same option), see Sumpter, D. J. T., and S. C. Pratt. 2009. Quorum responses and consensus decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:743–753.

结语

Page 233: Quote of Martin Lindauer regarding beautiful experience, from Seeley, T. D., S. Kühnholz, and R. H. Seeley. 2002. An early chapter in behavioral physiology and sociobiology: the science of Martin Lindauer. *Journal of Comparative Physiology A* 188:439–453. P. 447.

Page 233: Unfortunately, it is difficult to apply the honeybees' lessons about good democratic decision making to groups composed of individuals with strongly conflicting interests. In such adversarial groups, individuals will not behave like scout bees: totally honest and reliably hardworking. They are instead expected to issue lies and act lazily when doing so provides them with benefits even if doing so degrades the group's success. Nevertheless, because many small democratic organizations are composed of people with strongly overlapping interests, I feel the lessons learned from the house-hunting bees have considerable relevance to human affairs.